Histologische Beiträge

von

Eduard Strasburger,
o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Heft I.

Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche,

nebst einem Anhang über Befruchtung.

Mit drei lithographischen Tafeln.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1888.

Ueber
Kern- und Zelltheilung
im Pflanzenreiche,
nebst einem Anhang über Befruchtung.

Von

Eduard Strasburger,

o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Mit drei lithographischen Tafeln.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1888.

Der

medicinischen Facultät

der

Georgia Augusta

zu Göttingen

in dankbarer Verehrung

gewidmet.

Vorwort.

In zwanglosen Heften beabsichtige ich eine Reihe histologischer Untersuchungen, unter gemeinsamem Titel, hier zur Veröffentlichung zu bringen. Den Anfang soll die Kern- und Zelltheilung machen, ein Gegenstand, der mich so oft schon beschäftigt hat, aber immer wieder von neuem fesselt. Trotz der zahlreichen Arbeiten, welche das letzte Decennium auf diesem Gebiete aufzuweisen hat, bleibt dasselbe eine unerschöpfliche Fundgrube für weitere Forschung. Nur mit vereinten Kräften lässt sich auf demselben vorwärts schreiten und neue Thatsachen regen dort noch immer völlig neue Fragen an. Das zuvor wenig Beachtete gewinnt auf diese Weise oft an Bedeutung, scheinbar unbedeutende Einzelheiten eine ungeahnte Tragweite. Hieraus erklärt sich die zum Theil auffallende Erscheinung, dass von denselben Objecten dieselben Figuren, die der weniger Eingeweihte kaum als verschieden erkennt, die sich aber doch in den Details unterscheiden, immer wieder publicirt werden. Durch die engen Beziehungen, welche sich zwischen Kerntheilung und Befruchtung ergeben haben, vertiefte sich die ganze Aufgabe und ist es in der

That kaum mehr möglich, allgemeine Fragen der Kerntheilung zu behandeln, ohne die Befruchtung zu streifen. Das soll denn auch am Schlusse dieser Arbeit geschehen.

Die wohlwollende Anerkennung, welche meinen Bemühungen um die Zellenlehre von Seiten der Göttinger medicinischen Facultät zu Theil wurde, bestimmt mich, diese Arbeit Derselben zu widmen.

Inhaltsübersicht.

Seite

Vorwort VII

Einleitung 1

I. **Die Kern- und Zelltheilung bei Spirogyra polytaeniata** . 3

Bau der Zellen des Fadens 4

Copulationsvorgang 4

Bau der Zygosporen 5

Zeit des Zelltheilungsvorgangs 6

Präparations-Methode 6

Entfernung des Immersionsöls vom Deckglas 6

Verlegung des Zelltheilungsvorgangs auf eine andere Tageszeit 7

Der ruhende Zellkern 7

Prophasen der Kerntheilung 8

Grössenzunahme des Kerns 8

Schwund des Kernkörperchens 8

Aufbau des Kernfadens 9

Cytoplasmaansammlung am Kern 9

Grössenabnahme des Kerns 9

Differenzirung der Spindelfasern 10

Die Kernplatte 11

Längsspaltung der Kernfäden 11

Die fertige Kernspindel 11

Die Zahl der Spindelfasern 12

Vergleich mit Spirogyra majuscula 13

Bildung der Spindelfasern bei Spirogyra nitida . . . 14

Der Cytoplasmamantel um die Kernspindel 15

Trennung der Kernplattenhälften 16

Das Auseinanderweichen derselben 16

Verbindungsfäden 17

Annahme osmotisch wirksamer Kräfte bei Auseinanderweichen der Kernplattenhälften 17

Seite

Der Verbindungsschlauch und dessen Grössenzunahme 18
Zusammentreffen des Verbindungsschlauches mit der vordringenden Scheidewand 19
Grössenabnahme des Verbindungsschlauches und dessen schliessliche Durchschneidung 20
Der Verbindungsschlauch bei Spirogyra nitida . . . 20
Bedeutung des Verbindungsschlauches 21
Reconstruirung der Tochterkerne 22
Auftauchen der Kernkörperchen 23
Ernährung der Tochterkerne 23
Der Vorgang der Zelltheilung 23
Bildung der Zellplatte und der Membranleiste . . . 24
Bildung neuer Aufhängefäden 25
Der Anschluss an die Pyrenoide 25
Anlage neuer Pyrenoide 25

II. **Der ruhende Zellkern** 27
Berechtigung dieser Bezeichnung 27
Fehlen von Brücken im Gerüstwerk 28
Die Beziehung der Bestandtheile im ruhenden Kern . 28
Die Kernwandung 30

III. **Aufbau der Kernfäden im Knäuelstadium** 32
Ausbildung des regelmässigen Aufbaues aus Linin- und Chromatin-Scheiben 32
Rückgängiger Verlauf in den Tochterkernen 33
Verhalten der Linin- und Chromatinscheiben in Eau de Javelle 34
Verbreitung des regelmässigen Aufbaus und dessen Bedeutung 34

IV. **Zahl der Kernfäden** 35
Stellung der Aufgabe und Uebersicht der Literatur . 35
Feststellung einer Mehrzahl von Kernfäden in den Kernen der Pollenmutterzellen von Lilium 36
Dieselbe Beobachtung an anderen Objecten 39
Verschiedene Resistenzfähigkeit der Kerne gegenüber der Eau de Javelle 40
Färbung mit Methylenblau vor der Eau de Javelle-Behandlung 40

Seite

Hinausragen einzelner Segmente aus den Tochterkernen; Verwerthung dieser Erscheinung 42
Eine Verschmelzung der Kernfäden wurde früher auch im Thierreich angenommen 43
Die Zahl der Kernfäden ist in den vegetativen Geweben der Pflanzen nicht völlig constant 45
Zunahme der Zahl der Kernfäden in Folge von Kernverschmelzungen 45
In Folge besserer Ernährung 47
Ungleiche Länge der Kernfäden 47
Constanz der Zahl der Kernfäden in den generativen Zellkernen der Pflanzen 49
Die Zahl der Kernfäden in thierischen Objecten . . . 50
Oeftere Reduction der Segmentzahl in den generativen Zellen 51
Unveränderte Erhaltung der Zahl der Kernfäden in den aufeinanderfolgenden Kerngenerationen, die zur Bildung der Spermakerne bei Pflanzen führen . . . 52
Angaben über Reduction der Zahl der Kernfäden . . 55
Verschmelzungen der Kernfäden bei Bildung von Spermatozoen 56
Nur relative Selbständigkeit der einzelnen Abschnitte des Kernfadens 57
Angaben über Längsspaltung der Kernfäden in den Tochterkernanlagen 58
Ein einziger Kernfaden 59

V. **Das lockere Knäuelstadium und das Polfeld** 60
Literaturübersicht 60
Das Polfeld an pflanzlichen Zellkernen 61
Ursache der Ausbildung des Polfeldes 64
Häufigkeit einer polaren Depression an der Kernanlage 65
Weitgehende Sonderung und Längsspaltung der Kernfäden beim Uebergang in das lockere Knäuelstadium in bestimmten pflanzlichen Zellkernen 67
Ursachen dieses abweichenden Verhaltens 69

VI. **Umlagerung der Kernfäden zur Bildung der Kernplatte** . 70
Richtung der neuen Theilungsaxe 70

Seite

Umlagerung der Kernfäden parallel dem Polfelde . . 70
Umlagerung der Kernfäden senkrecht dem Polfelde . 72
Umlagerung der Kernfäden zur Kernplatte nach vorausgegangener Trennung und Längsspaltung derselben 74
Vermittlung zwischen den extremen Fällen 74
Mögliche Verschiedenheit der Umlagerung an demselben Objecte in aufeinander folgenden Theilungsschritten 75

VII. **Ursprung der Kernspindel und Ausbildung der Kernplatte** 76
Zur Terminologie 76
Bildung der Spindelfasern aus eingedrungenem Cytoplasma 76
Das Fehlen geformter Bestandtheile in den Zellkernen höherer Pflanzen, die zur Bildung von Spindelfasern dienen könnten 77
Literatur zu dem Ursprung der Spindelfasern . . . 79
Die Nebenkerne in den samenbildenden Zellen der Thiere 87
Angaben über verschiedenen Ursprung der Spindelfasern bei demselben Objecte 89
Herabsetzung der Strahlungserscheinungen und der Theilungsfähigkeit in thierischen Eiern durch äussere Agentien 94
Spindeln ohne Kernplatten 95
Unveränderte Spermakerne in Spindeln 96
Zusammenfassung 96
Neue Aufgaben für das Pflanzenreich 96
Polarkörperchen bei Pflanzen nicht nachweisbar . . . 97
Strahlungen um pflanzliche Zellkerne 99
Zellkern im Knäuelstadium in spindelförmige, longitudinal gestreifte Cytoplasmamassen eingeschlossen 101
Ausbildung dieser Erscheinung 102
Auftreten der Spindelpole 103
Dreipolige Cytoplasmaspindeln 104
Entstehung der Kernspindel 105
Mehrpolige Kernspindeln 106
Verwerthung der Cytoplasmaspindeln und Cytoplasmastrahlungen für die Deutung der karyokinetischen Vorgänge 107

Seite

Unterscheidung der an den Kernfäden eigenmächtig und der unter dem Einfluss der Pole sich vollziehenden Vorgänge 108
Vergleich mit den Vorgängen im Thierreich . . . 110
Auftreten der Attractionscentren in thierischen Eiern . 111
Verhältniss der Protozoen-Kerne zu dem umgebenden Zellplasma 112
Auftreten der Theilungspole an pflanzlichen Zellkernen 113
Fehlen individualisirter Attractionsmassen 113
Kernspindeln mit mehreren Spindelpolen und einer sehr ausgedehnten Kernplatte 114
Weiteres Schicksal der Spindelpole an den Tochterkernanlagen 114
Geringe Mengen der activen Polsubstanz 115
Gewohnte Art der Entwicklung der Kernspindel und der Kernplatte bei den höheren Pflanzen . . . 116
Rolle der Spindelfasern, Zahl derselben im Verhältniss zu der Zahl der Kernfäden 119
Angaben über die Rolle der Spindelfasern im Thierreiche 120
Fälle fortschreitender Ausbildung der Spindelfasern von den Polen gegen den Aequator 121
Mikrochemische Einwände gegen den cytoplasmatischen Ursprung der Spindelfasern 122
Verhältniss von Linin und Chromatin zu einander während der Karyokinese 123
Pepsinbehandlung der Spindelfasern 125
Wirkung verdünnter Salzsäure 127
Trypsinverdauung 127
Wirkung anderer Reagentien 129

II. **Die Trennung der secundären Segmente** 131
Trennung und Umbiegung der secundären Segmente während ihres Auseinanderweichens 131
Fehlen einer Umlagerung der secundären Segmente während der Trennung bei Spirogyren 135
Uebereinstimmung in der Längsspaltung 135

. **Auflösung der Kernkörperchen** 136
Tingirbarkeit des Kernsaftes 136

Verhältniss der Nucleolarsubstanz zu den Kernfäden .

X. **Der Kernsaft** . . . .

Der Kernsaft bleibt während der Karyokinese in dem Raum der ursprünglichen Kernhöhle . . . . .

Aufnahme des Kernsaftes zwischen die Spindelfasern

Heller Hof um die Kernspindel . . . .

Aehnliche Erscheinungen im Thierreiche . . . . .

Verhalten der Spirogyren . . . .

Nucleolarsubstanz ausserhalb der Theilungsfiguren . .

XI. **Die Verbindungsfäden und die Zellplatte** . . . . .

Continuität der Spindelfasern . . . .

Entfernen der Kernfäden aus den Kernspindeln . .

Aus zwei Hälften zusammengesetzte Kernspindeln . .

Zahl der Spindelfasern im Verhältniss zu der Zahl der Kernfäden . . . .

Verhältniss der Spindelfasern zu den Verbindungsfäden

Ursache der Bewegung der Kernfäden an den Spindelfasern

Unterbrechung der Spindelfasern in der Aequatorialebene in Folge der Fixirung . . . .

Zusammenhängende Schilderung der Vorgänge, welche auf die Theilung der Kernplatte folgen . . . .

Hervortreten der Spindelpole . . . .

Primäre und secundäre Verbindungsfäden . . . . .

Einwandern von Cytoplasma zwischen die Verbindungsfäden . . . .

Zusammenrücken der secundären Segmente vor Anlage der Kernwandung . . . .

Spindelfasern werden nicht in die Kernanlagen aufgenommen . . . .

Wandern der tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes gegen die Aequatorialebene . . . .

Anlage der Elemente der Kernplatte (Dermatosomen)

Zurücktreten der Verbindungsfäden von den Tochterkernanlagen . . . .

Bildung der Membran aus den Dermatosomen . . .

Anlage neuer Verbindungsfäden und Zellplatten-Elemente am Rande des Complexes . . . .

Seite

Ausbildung eines Verbindungsschlauches 162
Annahme osmotischer Druckkräfte bei Vergrösserung desselben 163
Individualisirter Verbindungsschlauch nur in Zellen mit Zelllumen 163
Fertigstellung der Scheidewand 164
Verschwinden des Verbindungsschlauches 165
Die Verbindungsfäden und Zellplatten zwischen den frei sich theilenden Kernen des protoplasmatischen Wandbelegs der Embryosäcke 165
Anlage der Zellplatte und Verhalten der tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes an anderen Objecten 165
Ursache der Durchbrechung der Verbindungsfäden während des Fixirens auf bestimmten Entwicklungszuständen 166
Gegenseitige Annäherung der Schwesterkerne während der Ausweitung des Verbindungsschlauches . . . 167
Ausbildung der Verbindungsfäden und der Zellplatte in den Pollenmutterzellen von Lilium 168
Verhalten der secundären Verbindungsfäden in Reagentien 170
. Entstehung der Membran 171
Auftreten der Dermatosomen 171
Veränderung derselben 171
Verschmelzung derselben 171
Anderslautende Angaben 172
Rolle der tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes . 172
Einwirkung der Eau de Javelle auf die Zellplatte und die Membran 172
Einwirkung anderer Reagentien 172
Umwandlung der Zellplatte in die Membran . . . 175
Verschwinden der Dermatosomen in der Membran . 175
Entstehung der Zellwand aus Protoplasma 176
Andere Ansichten über den Ursprung der Membran . 177
Scheidewandbildung im protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke 177
Anlage der Zellplatten 179

Seite

Scheidewandbildung bei simultaner Viertheilung in Pollen- und Sporenmutterzellen 181
Scheidewandbildung ohne alle Betheiligung der Zellkerne 182
Verhältniss des Cytoplasmaringes am Rande der fortwachsenden Scheidewand bei Spirogyra zu den Zellplatten der höheren Pflanzen 182
Scheidewandbildung bei niederen Gewächsen . . . 183
Zellplattenbildung im Thierreich 184

XIII. Das Auftreten der Kernkörperchen in den Tochterkernen 185
Zeit des Auftretens der Kernkörperchen 185
Ort ihres Auftretens innerhalb der Tochterkernanlagen 185
Uebereinstimmung der Zahl und Lage der Nucleolen in den Schwesterkernen 186
Abweichendes Verhalten 187
Zunahme der Nucleolarsubstanz während der Entwicklung der Kerne 187
Geringer Verbrauch von Nucleolarsubstanz 187

XIV. Rolle des Kernsaftes und der Kernkörperchen . . . 188
Tingirbarkeit des Kernsaftes nach Auflösung der Kernkörperchen 188
Vertheilung der tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes zwischen den Verbindungsfäden 188
Wirkung des Kernsaftes 188
Aufklärung der Beziehungen der Kerne zu der Membranbildung 189
Anhäufung von Nucleolarsubstanz in den Kernen der Wandbelege von Embryosäcken 190
Verhalten bei Spirogyren 190
Aeltere Angaben über Function der Nucleolen . . . 191
Anzustellende Versuche 192
Nucleolen in den Kernen thierischer Zellen 192
Angaben über stoffliche Verschiedenheit der Nucleolen in thierischen und pflanzlichen Zellen 193

XV. Die Function der Zellkerne 194
Zellkerne als Träger erblicher Eigenschaften . . . 194

Seite

Theilfunctionen der Zellkerne 194
Beziehung der Zellkerne zur Membranbildung . . . 194
Beziehung der Zellkerne zu der Stärkebildung . . . 195
Bildung der Pyrenoide bei Spirogyra an den Ansatzstellen der Kernaufhängefäden 197
Bildung der Stärke an Pyrenoiden in kernfreien Theilstücken von Spirogyra-Zellen 198
Stoffliche Verwandtschaft der Pyrenoide, Nucleolen und Stärkebildner 198
Chlorophyllkörner scheinen in kernlosen Zellstücken keine Stärke zu bilden 199
Zusammenstellung der Angaben über Theilfunctionen der Zellkerne in thierischen Zellen 200
Der Zellkern giebt nur ungeformte Bestandtheile an das Cytoplasma ab und nimmt nur solche aus demselben auf 202
Verhältniss der Zellkerne zu Regenerationserscheinungen 203
Angaben über das Verhalten der Zellkerne im ruhenden und im keimenden Samen 204

XVI. Schema der mitotischen Kerntheilung für die höheren Pflanzen 205
Zusammenstellung der Phasen und Stadien 205
Uebersicht der Prophasen 206
Uebersicht der Metaphasen 210
Uebersicht der Anaphasen 211

XVII. Zusammenfassung der Ergebnisse über die Mitose bei Spirogyra 213
Zusammenfassung des Vorgangs 213
Bemerkungen zu einem Aufsatz von Meunier . . . 215

XVIII. Zusammenfassung der Ergebnisse über Zelltheilung und Vielzellbildung bei höheren Pflanzen 216
Der Zelltheilungsvorgang 216
Vielzellbildung 217
Simultane Viertheilung 218
Verbindungsfäden zwischen Chromatophoren 218

XIX. Zusammenfassung der Ergebnisse über Zelltheilung bei Spirogyra 219

XX. Einige Bemerkungen zu der Kerntheilung bei Protozoen 220

Seite

Mitotische Kerntheilung bei Euglypha alveolata . . 220
Vergleich mit der Kerntheilung bei höheren Pflanzen und Thieren 223
Weitere Aufgaben 224

XXI. Verwerthung einiger Ergebnisse für die Befruchtungsfragen 225
Beziehungen zwischen Kerntheilung und Befruchtung 225
Die Kernfäden von Spermakern und Eikern verschmelzen nicht 225
Der Copulationsvorgang der Kerne 226
Die Frage nach der Nothwendigkeit und der Bedeutung desselben 226
Reduction der Substanzmenge der Kernfäden . . . 230
Gleichheit der Theilungsproducte bei Bildung des Spermakerns 230
Die Längsspaltung der Kernfäden kann nur gleiche Producte liefern 231
Gleichheit der Theilungsproducte bei Bildung des Eikerns 233
Die Richtungskörper von Ascaris megalocephala . . 233
Die Gleichheit der in Copulation tretenden Kerne . . 234
Gleichheit der mikrochemischen Reactionen 235
Deutung scheinbarer Verschiedenheit 236
Zahl der Kernfäden und Bedeutung derselben . . . 238
Gleiche Anzahl von Kernfäden in Spermakern und Eikern bei Nematoden und höheren Pflanzen . . 239
Ungleichheit der Zahl und Substanzmenge der Kernfäden im Spermakern und Eikern für einige Fälle erwiesen 244
Annahme ungleicher Beeinflussung des Kernes durch die beiden Eltern in solchem Falle 244
Aus der verschiedenen Grösse der copulirenden Kerne darf nicht ohne Weiteres auf Ungleichheit derselben geschlossen werden 245
Nur ein Spermatozoon bildet den Spermakern . . . 246
Deutung der häufigen Herabsetzung der Zahl der Kernfäden in generativen Zellen 246
Verschmelzung der Kernfäden in Spermatozoen . . . 247

Erklärung der Abbildungen 250

Einleitung.

Seit dem Erscheinen meiner letzten auf Kern- und Zelltheilung bezüglichen Arbeit[1]) sind vier Jahre verflossen. Bei der regen Thätigkeit, die auf diesem Gebiete herrscht, reichte die kurze Spanne Zeit aus, um neue Thatsachen zu fördern und neue Fragen anzuregen, zu welchen ich hiermit Stellung nehmen möchte.

Den verschiedenen Problemen gemäss, die sich bei dem jetzigen Zustande der Aufgabe dem Beobachter aufdrängen ist diese Arbeit in einzelne Abschnitte zerlegt. Der Inangriffnahme derselben geht aber eine gesonderte Schilderung der Kern- und Zelltheilung bei Spirogyra voraus. Die Spirogyra für sich zu behandeln, wurde ich durch ihr, von demjenigen der höher organisirten Pflanzen, mehrfach abweichendes Verhalten bestimmt. Die aus dieser zusammenhängenden Schilderung sich ergebenden Thatsachen werde ich dann weiter in den entsprechenden Abschnitten zu verwerthen suchen.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich nur mit der indirecten oder mitotischen Kerntheilung, da ich für die

---

1) Die Controversen der indirecten Kerntheilung im Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XXIII, auch selbständig erschienen.

selben gewinnen konnte. Der Bau der Fäden ist bei dieser Species nicht besonders charakteristisch, wohl aber der Kopulationsvorgang, so dass an demselben die Pflanze sich stets sicher wird erkennen lassen.

Die Fäden sind ca. 0,16 mm dick; die Länge der einzelnen Zellen überwiegt in den Vormittagsstunden die Breite meist nur um ein Drittel. Die Zahl der Chlorophyllbänder beträgt 12 bis 14, ist somit relativ sehr hoch, daher ich die Species als „polytaeniata" bezeichnet habe. Die Chlorophyllbänder sind stark gezähnt, gelbgrün und steigen ziemlich steil an der Zellwand auf, etwa 45° mit der Längsaxe des Fadens bildend; jedes Chlorophyllband beschreibt annähernd einen halben Umlauf. Trotz ihrer bedeutenden Anzahl stören die Chlorophyllbänder den Einblick in das Innere der Zelle nur wenig, da sie relativ schmal sind und fast doppelt so breite Zwischenräume lassen. Auch ist die Färbung der Chlorophyllbänder wenig intensiv, deren Amylumheerde nicht gross und ziemlich weit auseinander stehend. Die Membran der Fäden zeigt nur geringe Dicke und ist ohne Gallertscheide. Der centrale, suspendirte Zellkern ist flach, scheibenförmig, im optischem Durchschnitt spindelförmig, für gewöhnlich nur mit einem grossen Kernkörperchen versehen. Die Suspensionsfäden setzen an die Amylumheerde an. — Wie aus dieser Beschreibung folgt, steht Spirogyra polytaeniata der Spirogyra majuscula sehr nahe, unterscheidet sich aber von derselben durch die grössere Dicke der Fäden, grössere Zahl der Chlorophyllbänder und, wie weiter erörtert werden soll, auch durch die Art, wie sich die Kerntheilung abspielt. — Die in Copulation begriffenen Zellen der Spirogyra polytaeniata sind im Durchschnitt kaum anderthalb Mal so lang als breit, können übrigens auch wesentlich grössere Länge besitzen, oder selbst auch in ihrer Länge hinter der

Breite zurückbleiben. Die Copulationswarzen treten an Zellen hervor, welche ein sonst noch völlig unverändertes Aussehen besitzen. Erst nach erfolgter Verwachsung der Copulationswarzen werden die Zellkerne der so verbundenen Zellen dicker und inhaltsreicher. Die Kernkörperchen bleiben hierbei deutlich erhalten und nehmen nicht im Verhältniss an Masse zu. Alsbald erscheinen die verbundenen Zellen weit intensiver als die nicht copulirten gefärbt. Es rührt dies von einem sich Dunklerfärben und gleichzeitig Breiterwerden der Chlorophyllbänder her, die aus letzterem Grunde mit ihren Rändern auch weit näher an einander rücken. Die Amylumheerde wachsen bedeutend an; weiterhin treten farblose, grosse Oeltropfen an der Innenfläche der Chlorophyllbänder auf. Diese Vorgänge nehmen geraume Zeit, nach annähernder Schätzung mindestens acht Tage, in Anspruch. Die copulirten Zellen brauchen nicht verschieden gross zu sein und führen anscheinend gleichen Inhalt. Der gesammte Inhalt der einen Zelle geht in die andere über; der Uebertritt und die Vereinigung erfolgen in gewohnter Weise. Die Zygospore ist meist ellipsoidisch, im Durchschnitt 0,158 mm lang und 0,12 mm breit, doch giebt es auch fast kugelige und andere wesentlich gestrecktere. Die Exine der Zygosporen besteht aus einer dünneren, farblosen Aussenschicht und einer weit stärkeren, braunen Innenschicht. Nicht alle Zellen der in Copulation begriffenen Fäden sind vereinigt, meist nur ein Bruchtheil derselben. Diese Zellen fallen auf vorgerückteren Stadien durch ihre dunklere Färbung sofort in die Augen. Die copulirten Zellen sind vereinzelt, oder es folgen auch mehrere, ich zählte deren bis vier, auf einander. Während in den copulirten Zellen der Inhalt zunimmt, werden die nicht copulirten Nachbarzellen auffallend substanzarm. Diese Nachbarzellen treten auch nicht in Theilung ein, was ja bedeutende

Zerrungen nach sich ziehen würde, wohl aber kann man fortgesetzte Zelltheilungen an den frei gebliebenen Endstücken in Copulation begriffener Fäden feststellen.

Auch bei Spirogyra polytaeniata pflegt die Zelltheilung meist zwischen 11 und 1 Uhr Nachts zu erfolgen; ich erhielt reichliches Untersuchungsmaterial durch wiederholtes Einlegen der Fäden um jene Zeit in 1 °/₀ Chromsäure. Diese Fäden wurden sowohl ungefärbt, als auch mit Safranin tingirt in Untersuchung genommen. Die Tinction fand zum Theil nach der Flemming'schen Methode [1]) in alkoholischer Safraninlösung statt, worauf mit den nöthigen Vorsichtsmassregeln Uebertragung in Terpentinöl und Untersuchung in letzterem folgte. Zum Theil wurden die Fäden in äusserst verdünnter, wässriger Safraninlösung tingirt [2]) und hierauf vorsichtig in verdünntes, sich langsam an der Luft concentrirendes Glycerin übertragen. Die Beobachtungen stellte *ich in allen Fällen mit* $^1/_{18}$ *homogener Immersion von Zeiss* an, führte aber die Zeichnungen mit der Wasserimmersion J von Zeiss, bei 540facher Vergrösserung aus. Diese Zeichnungen wurden weiterhin bei der stärkeren Vergrösserung controlirt. Ein kleiner Kunstgriff gestattet es leicht, auch von Präparaten mit frei aufliegendem Deckglas das Immersionsöl vollständig zu entfernen, so dass sie bei Wasserimmersion untersucht werden können. Man hält nämlich zu diesem Zwecke den Objectträger seitlich geneigt und giesst Aether, der somit sofort abfliesst, über das Deckglas. — Flächenansichten der Zellkerne erhielt ich durch entsprechenden Druck auf das Deckglas, welcher die Zellkerne aus ihrer Lage brachte.

1) Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung p. 315, Anm., vgl. auch Strasburger, Bot. Practicum II. Aufl. p. 314.

2) Bot. Practicum II. Aufl. p. 574.

Die richtige Aufeinanderfolge der im fixirten Zustande gewonnenen Entwicklungszustände stellte ich, wie schon früher, durch Beobachtung des Theilungsvorgangs im Leben fest. Durch gegen Abend vorgenommene Abkühlung der Culturen bis auf ca. + 4° C gelang es mir auch bei dieser Species den Theilungsvorgang aufzuhalten und ihn durch Erwärmung der Culturen am nächsten Morgen zur Beobachtung zu bringen.

Wie schon erwähnt, zeigt der flache, linsenförmige Zellkern der Spirogyra polytaeniata einen spindelförmigen Querschnitt und stellt sich bei natürlicher Lage des Zellfadens wie in Fig. 1 Taf. I vor. Das Gerüstwerk des Zellkerns ist äusserst zart und führt innerhalb der nicht tingirten Fäden nur wenig gefärbte Körner. Den auf chemische Untersuchung der Kernsubstanzen basirten Vorschlägen von Frank Schwarz[1]) gemäss will ich die nicht tingirten, zarten Fäden des Kerngerüstes als Lininfäden[2]), die tingirten Körnchen, wie schon früher Flemming, als Chromatin[3]) bezeichnen.

Den besten Einblick in den Bau des Kerngerüstes erlangt man in der Endflächen-Ansicht (Fig. 2), die wir im Hinblick auf die spätere Orientirung der Kernspindel als polare Ansicht gleich bezeichnen wollen. Die zarten Windungen der Kernfäden lassen sich alsdann, bei richtiger Tinction, auf längere Strecken verfolgen, in diesem Falle freilich nicht entscheiden, ob nur einer oder ob zahlreiche Kernfäden das Kerngerüst bilden. Der Chromatingehalt des Kerngerüstes ist ein äusserst geringer, hingegen die Masse des Kern-

1) Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgegeben von F. Cohn, Bd. V, p. 1.

2) l. c. p. 78.

3) Ebendas.

körperchens relativ sehr gross. Dieses Kernkörperchen ist für gewöhnlich in Einzahl vertreten und nimmt annähernd die Mitte des Kerngerüstes ein. Es wird sehr intensiv gefärbt. Frank Schwarz hat für den die Kernkörperchen bildenden Stoff die Bezeichnung Pyrenin in Vorschlag gebracht [1]; doch ist es noch fraglich, ob die Kernkörperchen stets aus demselben Stoff bestehen und überhaupt einen einheitlichen Stoff bilden. Die Kernwandung ist relativ dick; das Kerngerüst haftet ihr an.

Eine den Zellkern umhüllende Cytoplasmaschicht ist an manchen Stellen ohne weiteres sichtbar, während an andern die Aufhängefäden direct der Kernwandung zu entspringen scheinen.

Die Prophasen der Kerntheilung werden durch eine Massenzunahme des Zellkerns eingeleitet (Fig. 3). Derselbe schwillt bedeutend an und kann allmählich das Mehrfache seines ursprünglichen Durchmessers erreichen, so dass er bei natürlicher Lage der Präparate im optischen Durchschnitt breit elliptisch erscheint (vergl. Fig. 3 bis 11). Die Dicke bis zu welcher im einzelnen Falle der Zellkern anwächst, ist übrigens nicht unwesentlichen Schwankungen unterworfen, wie der Vergleich unserer Figuren zeigt. Während dieser Dickenzunahme des Zellkerns werden, wie auch in sonstigen typischen Fällen der mitotischen Kerntheilung, die das Gerüstwerk bildenden Fäden immer kürzer und dicker (vergl. Fig. 4 Taf. I und die folgenden). Den sonstigen Erfahrungen nach nimmt auch hier die Chromatingestalt dieser Fäden bedeutend zu, was sich in ihrer wachsenden Tinctionsfähigkeit zu erkennen giebt. Das Kernkörperchen schwindet meist erst, wenn die Kernfäden eine nicht unbedeutende Dicke er-

1) l. c. p. 9.

langt haben (Fig. 8), doch ist der Zeitpunkt seiner Auflösung etwas wechselnd. Ist die Verkürzung und Verdickung der Kernfäden bis zu einem gewissen Grade fortgeschritten, so beginnen dieselben nach der Aequatorialebene zurückzuweichen (Fig. 8 und folgende). In dieser Lage können sich die Kernfäden innerhalb der Kernhöhle nur durch Vermittlung feiner Plasmastränge erhalten, welche sie mit der Kernwandung verbinden. Diese feinen Plasmastränge sind in nur geringer Anzahl vorhanden, doch unschwer zu erkennen. Ob dieselben der Kernsubstanz angehören oder aus der Umgebung eindringen, ist nicht definitiv zu entscheiden. Auf Grund sonstiger Erfahrungen möchte ich das Letztere annehmen.

Haben die Kernfäden eine bestimmte Dicke erreicht, so ist ein Aufbau derselben aus Scheiben verschiedener Tinktionsfähigkeit zu constatiren. Während die Kernfäden sich nach der Aequatorialebene ziehen, beginnt sich der Zellkern wieder abzuflachen. Derselbe nimmt an Dicke ab, wobei seine Wandung deutlich stärker wird. Diese Dickenabnahme ist oft mit einer mehr oder weniger starken Einsenkung der beiden Endflächen verbunden (Taf. I Fig. 9, 10). In der nämlichen Zeit fängt eine Ansammlung von Cytoplasma um den Zellkern sichtbar zu werden an. Sie erfolgt zunächst an der Seitenfläche (Fig. 8), um sich alsbald nach den Endflächen zu ziehen (Fig. 9 und folgende). An den Endflächen nehmen die Cytoplasmamassen sofort parallelstreifige Structur an, die Streifen zunächst in ungleicher Länge und Vertheilung zeigend (Fig. 9 und 10). Es wird bald klar, dass es sich um die Anlage der Spindelfasern handelt, und diese erreichen dann rasch ihre volle Ausbildung (Fig. 11 bis 14), während die Kernwandung noch unversehrt fortbesteht. Die Kernfäden haben sich währenddem nur noch schärfer auf die

Aequatorialebene zurückgezogen, wo sie sich schliesslich zu einer flachen Scheibe lagern (Taf. I Fig. 14). Der Kern ist inzwischen noch flacher geworden, um schliesslich einer flachen Scheibe, deren Dicke diejenige eines ruhenden Kerns nicht übertrifft, zu gleichen. Die Kernwandung hat aber noch an Dicke gewonnen. In solchen Kernen kann man besonders leicht feststellen, wie gering die Masse der die Kernwandung mit den Kernfäden verbindenden feinen Plasmafäden ist. Jetzt erst beginnt die Kernwandung an den beiden Endflächen undeutlich zu werden, während gleichzeitig Spindelfasern auch im Innern des Kernes sich zeigen. Diese Spindelfasern bilden deutlich die Fortsetzung der ausserhalb des Kerns befindlichen, und da letztere fast bis an den Rand der Kernscheibe reichen, so müssen die im Innern der Kernhöhle gelegenen ziemlich stark convergiren, um alle auf die wesentlich kleinere Kernplatte zu treffen (Fig. 15a, 16). Für die etwaige Annahme, dass die im Innern der Kernhöhle auftretenden Spindelfasern andern Ursprungs als die ausserhalb befindlichen sein sollten, liegt stichhaltiger Grund nicht vor. Sie setzen ja deutlich die äusseren fort, haben ganz das nämliche Aussehen wie jene und bilden eigentlich nur deren äquatoriale Enden. Das ganze Bild zwingt dem Beobachter die Ueberzeugung auf, dass die ausserhalb des Zellkernes befindlichen Spindelfasern durch die Kernwandung hindurch in die Kernhöhle eingedrungen sind, um sich dort um die relativ nur sehr kurzen, zur Erreichung der Kernplatte fehlenden Stücke zu ergänzen. Ob übrigens die zuvor schon in dem Kernraum befindlichen zarten Plasmafäden, welche die Kernfäden stützten, mit zur Bildung der Spindelfasern verwerthet oder in die Kernfäden eingezogen werden, lässt sich nicht unterscheiden. Ich halte das erstere für wahrscheinlicher. Nach Anlage der Spindelfasern erscheint der frei gebliebene

Rand der Kernhöhle im ganzen Umkreise leer (Fig. 15a, 16). Hierauf vertheilt sich an den beiden Endflächen des Kerns die Substanz der Kernwandnng deutlich auf die Spindelfasern und erscheint alsbald nur noch als locale Verdickung derselben (Fig. 16 u. 17). Auch diese wird bald unkenntlich und die jenen Stellen entsprechende Brechung der Spindelfasern gleicht sich aus. Wir haben nunmehr das Bild der fertigen Kernspindel vor Augen, mit äquatorialer Kernplatte (Taf. I Fig. 18a). Wir bezeichnen auch hier die von den Fasern gebildete Figur als Spindel, weil sie den Kernspindeln der höheren Pflanzen entspricht. Thatsächlich hat hier aber diese Figur die Gestalt einer Tonne. Ihre Spindelfasern convergiren kaum nach den Polen und endigen dort in einem flachen Polfeld. Von der Peripherie der suspendirten Figur werden sie nur durch eine Schicht feinkörnigen Cytoplasmas getrennt.

Während die Kernfäden sich auf die Aequatorialebene zurückziehen, werden sie immer dicker und kürzer, flachen sich bandartig ab und es erfolgt eine Längsspaltung derselben. Die Längsspaltung wird ungefähr zu der Zeit kenntlich, in welcher die fehlenden Theile der Spindelfasern innerhalb der Kernhöhle ergänzt werden (Taf. I Fig. 15a). Die Kernfäden haben sich alsdann flach in der Aequatorialebene ausgebreitet. Meist berühren sie sich noch mit ihren Enden (Fig. 15a) und erst mit Fertigstellung der Spindelfasern treten sie etwas auseinander. Dann gleichen sich auch die Umbrechungsstellen an den Spindelfasern aus, da letztere an ihren aequatorialen Enden nicht mehr nach der Kernplatte zu convergiren brauchen. Das Bild der Kernplatte zeigt sich im Resultate so, wie es unsere Figuren 18a und 18b versinnlichen. Die Kernfäden, wohl zwölf an der Zahl, sind in Gestalt kurzer Schleifen mehr oder weniger regelmässig in der Aequatorialebene vertheilt und kehren ihre eine Längshälfte dem

einen, die andre dem andern Pol zu. Dem entsprechend zeigt die Profilansicht der Kernplatte (Fig. 18a) jeden Kernfaden, falls er im Querschnitt gesehen wird, in Gestalt zweier Körner, falls er von der Fläche gesehen wird, in Gestalt eines perlschnurförmigen Doppelbandes, während zum Gesichtsfeld geneigte Kernfäden zwischenliegende Bilder ergeben. Da die sämmtlichen Kernfäden annähernd genau in derselben Ebene liegen, so zeichnen sich im optischen Querschnitt der Kernplatte drei parallele Linien. Die mittlere dieser Linien giebt die Spaltungsfläche der Kernfäden, die seitlichen die polwärts gerichteten Flächen derselben an. Der geringen Grösse des Objectes wegen müssen sehr starke Vergrösserungen für diese Untersuchung herangezogen werden. Auch gilt es, die Bilder durch Behandlung mit rauchender Salzsäure etwas zur Quellung zu bringen, wodurch sie zunächst deutlicher werden. Die Kernsubstanz aus den Kernen völlig herauszulösen, ja dieselbe auch nur unkenntlich zu machen, gelang mir mit der rauchenden Salzsäure nicht, weder an den mit absolutem Alcohol noch an den mit 1 $^0/_0$ Chromsäure gehärteten Präparaten. Die in letzter Art fixirten Objecte, die für diese Untersuchung allein brauchbaren, widerstanden der rauchenden Salzsäure noch mehr als das Alcohol-Material. Ein Druck auf das Präparat muss während der Einwirkung des Reagens durchaus vermieden werden. Hat man an so behandelten Präparaten sich orientirt, so lassen auch die übrigen eine richtige Deutung selbst ohne Salzsäure-Behandlung zu.

Die Zahl der Spindelfasern ist in der Kernspindel der Spirogyra polytaeniata bedeutend grösser als diejenige der Elemente der Kernplatten. Man stellt auch fest, dass nur eine geringere Anzahl der Spindelfasern durch die Aequatorialebene hindurchgeht. Die meisten setzen an die Kern-

fäden an und endigen an denselben. Auch diese Feststellung wird durch Behandlung mit rauchender Salzsäure erleichtert.

Wie wir gesehen haben, gehen die Spindelfasern der Kernspindel von Spirogyra polytaeniata unzweifelhaft aus dem Cytoplasma hervor. Denn nur der aequatoriale, so äusserst kurze Abschnitt derselben, der innerhalb der Kernhöhle auftritt, liesse sich allenfalls aus Kernsubstanz ableiten. Der Fall von Spirogyra polytaeniata wird aber noch besonders instructiv durch den Vergleich mit den anderen bis jetzt untersuchten Arten von Spirogyra.

Bereits bei Spirogyra majuscula [1]) war ich auf Grund von Beobachtung an lebendem und fixirtem Material zu der Ueberzeugung gelangt, dass die Spindelfasern aus dem Cytoplasma, das sich an den Polen der Zellkerne während der Prophasen sammelt, entstehen. Für die Sicherstellung dieser Angaben fehlten dort aber so bestimmte Anknüpfungspunkte wie bei Spirogyra polytaeniata, weil dort die Kernwandung wesentlich früher, schon während der Ausbildung der Spindelfasern, schwindet und dort auch nicht mit solcher Evidenz festzustellen ist, dass die an den Kernpolen sich differenzirenden Cytoplasmafäden wirklich zu Spindelfasern werden. Diese Evidenz lag auch nicht für die von Flemming untersuchte plattkernige Spirogyra-Species vor, trotzdem dieselbe in ihrem karyokinetischen Verhalten sich schon wesentlich mehr als Spirogyra majuscula unserer Spirogyra polytaeniata nähert.

So glaubte Flemming auch bei ihr die Spindelfasern

1) Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl. p. 174. Ueber die Theilungsvorgänge der Zellkerne p. 49 (Archiv f. mikr Anat. Bd. XXI), die Controversen der indirecten Kerntheilung p. 50. (Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIII).

der Hauptsache nach aus der „achromatischen Substanz" des Kerngerüstes ableiten zu können und behauptete, die Masse dieser Spindelfasern sei auch thatsächlich nicht grösser als jene dieser Substanz [1]). Besonders aber hielt Flemming meinen Angaben das Verhalten der rundkernigen Spirogyra nitida entgegen [2]), bei welcher die Spindelfasern im Innern des Zellkernes entstehen, noch während dessen Membran deutlich in voller Dicke erhalten ist. Dieser Fall wird nun in der That ganz besonders instructiv, da meine Behauptung, die Spindelfasern gingen auch dort aus eingedrungenem Cytoplasma hervor, jetzt eine sichere Grundlage gewonnen hat. Das Cytoplasma sammelt sich nämlich bei Spirogyra nitida an den Endflächen des Zellkerns ganz eben so wie bei den geschilderten plattkernigen Arten an, es wird eine Längsstreifung in der an diesen Endflächen unmittelbar grenzenden Masse bemerkbar, und während der Zellkern sich polar streckt und aus seinem Gerüstwerk die aequatoriale Kernplatte differenzirt, treten zwischen dieser und der Kernwandung, und zwar in voller Continuität mit den ausserhalb der Endflächen befindlichen Cytoplasmafäden, die Spindelfasern auf. In dem Maasse, als sich der Kern verlängert und die Masse der Spindelfasern in demselben wächst, nimmt die Menge des streifigen Cytoplasmas an den Endflächen ab. In polaren Ansichten ist festzustellen, dass während dieser Vorgänge die Kernwandung, an den entsprechenden Stellen von den Plasmafäden durchsetzt, wie siebförmig punktirt erscheint [3]). Ueber das Endergebniss dieser Entwicklung soll uns eine Flemming selbst entnommene Figur (die Fig. 39, Taf. I)

1) Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung p. 318.

2) Ebendas. p. 320.

3) Controversen p. 51.

aufklären: sie zeigt uns die Kernspindel fertig ausgebildet, während die Kernwandung noch unversehrt erhalten ist.

Es folgt somit aus dem für Spirogyra nitida erörterten Verhalten, dass ein Einwandern von geformtem Cytoplasma durch die Kernwandung erfolgen kann, dass somit eine intacte Kernwandung nicht ohne Weiteres den Nachweis liefert, dass die sämmtlichen Einschlüsse der Kernhöhlung nucleären Ursprungs seien.

Wir kehren nach dieser Abweichung zu unserer Spirogyra polytaeniata zurück, um auch die weiteren Vorgänge der Kerntheilung bei ihr zu verfolgen.

Die Kernspindel von Spirogyra polytaeniata ist wie diejenige anderer Spirogyren an den Seiten von einem starken Cytoplasma-Mantel umhüllt, von welchem zahlreiche Aufhängefäden ausgehen (Fig. 17, 18a, Taf. I). An den Polen der Spindel ist nur, wie schon erwähnt wurde, eine dünne, feinkörnige Plasmaschicht als Abschluss der Spindelfasern vorhanden. Die Art und Weise, wie die Spindelfasern bei den Spirogyren angelegt werden, bringt es mit sich, dass sie zunächst zwei gesonderte Bündel bilden, die in der Aequatorialebene erst in Verbindung zu treten haben.

Wie wir gesehen haben, schliessen die meisten dieser Spindelfasern an die Kernfäden an und nur ein geringerer Theil ist in Verbindung getreten und durchsetzt continuirlich die Aequatorialebene, das sind Verhältnisse, die für das Pflanzenreich bisher unbekannt waren, die aber an gewisse, bei den niederen Thieren beobachtete Erscheinungen anknüpfen. Das soll späterhin in Zusammenhang erörtert werden.

Die Metaphase, die bei der Theilung der Kernplatte der höheren Pflanzen sich in der Trennung, Umlagerung und Umkrümmung der secundären Segmente abspielt, fällt bei Spirogyra hinweg. Die beiden Längshälften der in entsprechender

Lage bereits befindlichen Segmente trennen sich nämlich und beginnen auseinander zu rücken, ohne dass damit eine Umlagerung oder Gestaltänderung irgend welcher Art verbunden wäre (Taf. I, Fig. 19, 20, 21a). Die Lage der Segmente bleibt somit in den beiden auseinander rückenden Tochterkernanlagen zunächst die nämliche wie in der Kernplatte. Sie sind in einer Ebene ausgebreitet und die Tochterkernanlage bietet in Flächenansicht ganz das nämliche Bild wie zuvor die Kernplatte dar (Taf. I, Fig. 21b). Von der Seite im optischen Durchschnitt gesehen, erscheint sie natürlich halb so dick als es die Kernplatte gewesen (Taf. I, Fig. 19, 20, 21a), ihre einzelnen Segmente präsentiren sich, je nach ihrer Lage, als einfache Körner oder einfache perlschnürförmige Bänder.

Es giebt somit die Theilung der Kernplatte bei Spirogyra und das Auseinanderrücken der beiden Kernplattenhälften thatsächlich Bilder, welche meiner ältesten Abbildung des Vorgangs relativ noch am besten entsprechen[1]), und sie weicht von den bei höheren Pflanzen beobachteten Erscheinungen in mehrfacher Hinsicht ab. Die wichtigste Uebereinstimmung bleibt freilich bestehen, nämlich die Längsspaltung der Kernfäden, in welcher die Kerntheilung hier und dort ihren Höhepunkt erreicht.

Nur diejenigen Spindelfasern, welche die Aequatorialebene durchsetzen, werden als Verbindungsfäden zwischen den auseinander rückenden Kernplattenhälften erhalten. Das Auseinanderrücken der letzteren innerhalb der Kernspindel ist bei Spirogyra polytaeniata aber ein äusserst geringes, so dass sie sich nur wenig den Spindelpolen nähern. Sie dürften

1) Zellbildung und Zelltheilung I. Aufl., 1875, Taf. III, wesentlich besser noch in III. Aufl. Taf. XI.

die ursprünglichen Endflächen des Kerns kaum überschreiten. Wesentlich mehr rücken die Kernplattenhälften bei Spirogyra nitida, deren Spindelfasern, wie wir gesehen haben, ihrer ganzen Ausdehnung nach innerhalb der sich erweiternden Kernhöhle angelegt werden, auseinander. Demgemäss sind auch die Verbindungsfäden länger, welche zwischen den beiden Kernplattenhälften zurückbleiben, und fallen somit mehr in die Augen [1]). In beiden Fällen, bei Spirogyra polytaeniata früher, bei Spirogyra nitida später, macht sich ein anderer Vorgang geltend, der die beiden Kernplattenhälften und mit ihnen auch die polaren Theile der Kernspindel weiter auseinander treibt. Gleich mit beginnender Trennung der beiden Kernplattenhälften sieht man bei Spirogyra polytaeniata die innere Abgrenzung des Cytoplasmamantels um den zwischen denselben entstehenden Raum sich nach aussen wölben (Taf. I, Fig. 20). Augenscheinlich sammelt sich zwischen den beiden Kernplattenhälften ein osmotisch wirksamer Stoff an, der Zellsaft aus der Umgebung an sich zieht und der die angrenzende Plasmahülle nach aussen treibt. Es lässt sich annehmen, dass dieser Stoff zuvor zwischen den Spindelfasern angesammelt war; ja ich möchte noch weiter gehen und die Vermuthung aussprechen, dass derselbe dem ursprünglichen Kernsaft entstammt. Wir haben ja gesehen, dass, während die Spindelfasern zu beiden Seiten des Zellkerns in Bildung begriffen waren, der zuvor stark angeschwollene Kern wieder zusammensank. Er mag sich seines Saftes zwischen die Spindelfasern entledigt haben, dieser Kernsaft sich aber jetzt zwischen den auseinander rückenden Kernplattenhälften wieder einfinden. Diese Vorstellung lässt sich stützen durch später

1) Vergl. hierzu die Bilder 7 bis 9 auf p. 319 bei Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung.

bei den höheren Pflanzen zu besprechende Erscheinungen. Dieselbe Kraft nun, welche den Cytoplasmamantel zwischen den beiden Kernplattenhälften nach aussen wölbt, drängt auch diese Kernplattenhälften selbst auseinander, während sich der zwischen denselben befindliche Raum stetig vergrössert. Die innere Abgrenzung des Cytoplasmamantels gegen diesen Raum wird sehr scharf, dessen Vorwölbung nach aussen immer stärker (Fig. 11a). Die Zahl der zwischen den beiden Tochterkernanlagen ausgespannten Verbindungsfäden nimmt in dem Maasse ab, als sich diese Anlagen von einander entfernen. Die wenigen zurückbleibenden Verbindungsfäden gewinnen aber an Dicke, sie werden auf Kosten der schwindenden Verbindungsfäden, auch wohl von Substanz, die ihnen zwischen den secundären Segmenten zugeführt wird, ernährt und beginnen sich alsbald nach aussen zu krümmen (Fig. 22, 23). Der aequatoriale Raum zwischen den beiden Kernanlagen hat alsbald die Gestalt einer aufgetriebenen Tonne angenommen und der ihn umgebende Cytoplasmamantel ist zu einem dünnen Schlauch ausgedehnt worden, an dem nur die äquatorialen Suspensionsfäden als stärkere Rippen vorspringen. Diesen Schlauch wollen wir weiterhin als Verbindungsschlauch bezeichnen. Derselbe setzt mit seinen Rändern an die Tochterkerne an. Die sich bogenförmig nach aussen krümmenden Verbindungsfäden erreichen schliesslich den Verbindungsschlauch und sind an demselben nur schwer zu unterscheiden. Der Verbindungsschlauch bleibt aber dauernd abgeschlossen, wie jede polare Ansicht desselben, die sich durch Druck auf den Faden erhalten lässt, überzeugend lehrt (Taf. I, Fig. 29). Eine Folge abnehmender Resistenzfähigkeit der Aequatorialzone des Verbindungsschlauches dürfte es sein, dass derselbe aus der tonnenförmigen Gestalt schliesslich in eine linsenförmige übergeht (Taf. I, Fig. 26, 27, 30, 31). Der Verbindungsschlauch

wird in äquatorialer Richtung stark gedehnt und diese Dehnung hat meist sogar eine zeitweise Abflachung der Figur in polarer Richtung zur Folge. Alsdann werden auch die Tochterkernanlagen einander wieder etwas genähert (Taf. I, Fig. 26, 27). Die äquatoriale Ausdehnung des Verbindungsschlauches hat weiter zur Folge, dass die Verbindungsfäden von demselben sich trennen und zum Theil wieder leichter sichtbar werden (Taf. I, Fig. 30). Schliesslich erreicht der sich erweiternde Verbindungsschlauch die protoplasmatische Ansammlung am Rande der vordringenden Scheidewand. Von da an erfährt er eine rückläufige Veränderung. In dem Maasse nämlich, als die Scheidewand in das Innere der Zelle vordringt, geht der Verbindungsschlauch aus der tonnenförmigen in die cylindrische Form über. Diese allmähliche, sich im Verhältniss zu der vorausgehenden nur langsam vollziehende Gestaltsveränderung ist zunächst mit einer entsprechenden Längenzunahme verbunden. Damit hängt denn auch zusammen, dass die den Verbindungsschlauch bildende Cytoplasmaschicht deutlich an Dicke zunimmt und in ihrer Continuität nunmehr leicht verfolgt werden kann. Es macht den Eindruck, als wenn nunmehr der osmotische Druck im Innern des Verbindungsschlauches aufgehört habe thätig zu sein. Der zwischen den Tochterkernen befindliche Hohlraum nimmt an Grösse ab. Seine Gestalt verändert sich jetzt unter dem Einfluss anderer Kräfte und wird von dem Druck der eindringenden Scheidewand vornehmlich beherrscht. Die linsenförmige Gestalt geht, wie schon erwähnt, durch eine tonnenförmige allmählich in eine cylindrische (Taf. I, Fig. 35) über. Seltner sieht man Bilder wie unsere Figur 34, welche aber am besten zeigt, dass Druckverhältnisse von innen aus für die Gestaltung des Hohlraums nicht mehr maassgebend sein

können. Während der fortschreitenden Verengung des Hohlraumes, je nach den Einzelfällen früher oder später, kommen die von den Spindelfasern abstammenden Verbindungsstränge nochmals in Berührung mit dem Verbindungsschlauch und verschmelzen diesmal definitiv mit demselben. Sie werden stets unsichtbar, noch bevor der Hohlraum die cylindrische Form erlangt hat. Während der Annäherung an die Cylinderform prägt sich immer deutlicher eine Längsstreifung des Verbindungsschlauches aus. Weiterhin wird der Verbindungsschlauch von der vordringenden Scheidewand eingedrückt und erscheint sanduhrförmig (Fig. 36). Schliesslich wird er in der Mitte durchschnitten und die Scheidewand der Zelle fertiggestellt. Zu beiden Seiten dieser Scheidewand sinkt der Verbindungsschlauch zu einem soliden, stark längsstreifigen Strang (Taf. I, Fig. 38) zusammen, dessen Substanz allmählich an den Kernen und deren Aufhängefäden, sowie auch an dem Wandbeleg der jungen Scheidewand entlang fortwandert, um sich in der Zelle zu vertheilen. Der die Tochterkerne mit der jungen Scheidewand verbindende Strang wird demgemäss immer dünner und reisst schliesslich.

Wesentlich dicker als bei Spirogyra polytaeniata und auch der früher von mir untersuchten Spirogyra majuscula, ist der Verbindungsschlauch bei Spirogyra nitida. Dort kann man auch während der Grössenzunahme des Verbindungsschlauches leicht erkennen, dass er ein abgeschlossenes Gebilde sei. Seine Entwicklung beginnt, wie schon erwähnt wurde, etwas später. Auch bei der von Tangl[1]) untersuchten nicht näher bestimmten Spirogyra mit besonders längsgestrecktem

1) Ueber die Theilung der Kerne in Spirogyra-Zellen Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Bd. LXXXV, I. Abth. 1882, p. 268.

Zellkern scheint der Cytoplasmamantel als geschlossene Hülle sich auf allen Entwicklungsstadien deutlich zu markiren. So ist er denn auch Tangl aufgefallen und von ihm bereits als „Verbindungsschlauch“ bezeichnet worden. Tangl lässt den Verbindungsschlauch aus der Kernwandung und einer nicht resorbirten Hüllhaut des Nucleolus hervorgehen [1]), eine Auffassung, in der wir ihm nicht folgen können. Bei der Tangl'schen, im Verhältniss sehr langzelligen Species von Spirogyra werden die Tochterkernanlagen wesentlich weiter als bei den von uns untersuchten Arten auseinander getrieben. Der Verbindungsschlauch ist tonnenförmig in dem Augenblick wo ihn die vordringende Scheidewand erreicht. Augenscheinlich unter dem Druck, den diese Scheidewand nun auf ihn übt, wird der Verbindungsschlauch dann hantelförmig Das Bild ist so charakteristisch, dass ich es mir nicht versagen kann, dasselbe nach der Tangl'-schen Zeichnung [2] hier zu reproduciren (Taf. I, Fig. 40). Es macht durchaus den Eindruck, als wenn die den Verbindungsschlauch erfüllende Flüssigkeit gegen dessen beide Enden getrieben worden wäre und dort bauchige Anschwellungen veranlasst hätte Dieser Zustand ist nur von kurzer Dauer; die terminalen Anschwellungen des Verbindungsschlauches schwinden, und derselbe zieht sich zu einem cylindrischen, dann sanduhrförmigen und schliesslich strangförmigen Gebilde zusammen

Es unterliegt kaum einem Zweifel, dass wir in dem Verbindungsschlauche eine Einrichtung vor uns haben, die mit Zuhülfenahme osmotischer Druckkräfte bei Spirogyra dazu dient, die Zellkerne auseinander zu treiben, sie in bestimmter gegenseitiger Lage zu erhalten, endlich den Anschluss der

---

1) l. c. p. 278 ff.
2) l. c. Fig. 24.

gesammten Theilungsfigur an die vordringende Scheidewand herzustellen.

Während die beiden Kernplattenhälften auseinanderrücken, treten die sich bildenden Tochtersegmente näher an einander. Dieses ist in unserer Figur 21b bereits der Fall, wie ein Vergleich derselben mit der Figur 18b lehrt. Das Zusammenrücken der Tochtersegmente bringt es mit sich, dass die Höhe der Tochteranlagen entsprechend abnimmt (Fig. 21a). Auch wird es immer schwerer, die einzelnen Tochtersegmente zu unterscheiden. Dabei bleiben dieselben in einer Ebene ausgebreitet. Hat ihre Annäherung ein Maximum erreicht, so wird die ganze Anlage von einer dünnen Kernwandung umschlossen (Fig. 24). Diese Kernwandung ist freilich zunächst nur schwer zu unterscheiden, sie beginnt sich erst zu markiren, wenn ein Kernlumen sich zu bilden anfängt (Fig. 25). Dies kommt dadurch zu Stande, dass die einzelnen Kernfäden jetzt an Länge zunehmen und sich in Windungen legen, die aus der bisherigen Orientirungsebene der Segmente heraustreten. Die Windungen werden höher und steiler und nehmen einen zum grössten Durchmesser der Kernanlage queren Verlauf an. So erscheinen die Kernanlagen alsbald deutlich quer gestreift (Taf. I, Fig. 25 bis 28). Dabei kommt zwischen den Windungen der immer dünner werdenden Kernfäden das mit Kernsaft sich füllende Kernlumen zur Ausbildung. Die Kernwandung hebt sich jetzt deutlich von der Anlage ab (Fig. 28, 30). Die Tinctionsmittel zeigen, dass die tingirbare Substanz in dem Maasse abnimmt, als die Tochtersegmente sich zu den dünnen Kernfäden ausspinnen. Polare Ansichten, wie unsere Figuren 29 und 31, vervollständigen das von der Anordnung der Kernfäden gewonnene Bild. Die quere Orientirung der Windungen in den Querschnittsansichten geht verloren, wenn dieselben beginnen, in einander zu greifen.

So kommt allmählich das Gerüstwerk des ruhenden Zellkerns wieder zu Stande (vergl. Taf. I, Fig. 30 bis 38). Die Kernkörperchen tauchen in relativ vorgeschrittenen Stadien der Kernentwicklung auf (Fig. 30, 31). Sie treten stets in Mehrzahl an den Windungen der Kernfäden auf (Fig. 30 bis 35). Schliesslich verschmelzen sie zu einem einzigen, annähernd centralen Kernkörpchen (Fig. 36, 37, 38), seltener zu zweien, die sich entsprechend vertheilen.

Während die Tochterkernanlagen an Grösse zunehmen, findet eine Ernährung derselben aus dem umgebenden Cytoplasma statt. Ja diese Ernährung ist bei isolirter Lage der Theilungsfigur in diesem Falle leicht zu verfolgen. Das an der Polseite der Kernanlagen angesammelte Cytoplasma wird langsam verbraucht. Es stammt von den Spindelfasern, die nach erfolgter Trennung der beiden Kernplattenhälften alsbald ihre Structur einbüssen (Taf. I, Fig. 22 bis 24) und in körniges Cytoplasma verwandelt werden. Mit der Grössenzunahme der Tochterkerne hält die Abnahme dieser Cytoplasmamasse gleichen Schritt (Taf. I, Fig. 25 bis 28) und schliesslich ist dieses Cytoplasma vollständig verschwunden (Taf. I, Fig. 30 ff.).

Der Vorgang der Zelltheilung spielt sich bei Spirogyra nicht mit Hilfe einer zwischen den Kernen gebildeten Zellplatte ab. Abweichend von dem Verhalten typischer Pflanzenzellen, in Uebereinstimmung hingegen mit verschiedenen anderen Algen, schreitet hier die Scheidewandbildung von aussen nach innen fort. Sie beginnt an der Mutterzellwand und dringt als Leiste immer tiefer in das Lumen der Mutterzelle ein. Wie ich schon wiederholt beschrieben habe[1]), fängt der Zelltheilungsvorgang hier mit einer ringförmigen Cytoplasma-

1) Vergl. Zellbild. u. Zellth., III. Aufl. p. 179.

ansammlung in dem Wandbeleg der Mutterzelle an (bei Fig. 4, Taf. I unten angedeutet). In diesem Plasmaringe wird alsbald eine quere Streifung sichtbar (bei Fig. 6 unten angedeutet). Diese Streifung entspricht einer Differenzirung in Verbindungsfäden und durch Anschwellung dieser Fäden in ihrer Mitte wird auch hier eine Zellplatte erzeugt, deren Elemente alsbald zu einer Membranleiste verschmelzen. Diese Membranleiste setzt an die Muttelzellwand an und wächst an ihrem Innenrande durch Vermittlung der sich dort continuirlich ergänzenden Zellplatte weiter. Daher sieht man denn auch die fortwachsende Scheidewand mit ihrem Innenrande in einen Plasmaring tauchen und kann diesem Innenrande entsprechend auch stets wieder die streifige Differenzirung in dem Plasmaring erkennen. Den eben zugelegten Membrantheilen haften beiderseits Mikrosomen an und bilden an der jungen Scheidewand, falls man auf dieselbe noch innerhalb des Plasmaringes einstellt, zwei sich deutlich markirende Körnchenreihen. Die junge Scheidewand ist etwa bis auf ein Drittel des Halbmessers im Umkreis eingedrungen, wenn der Verbindungsschlauch auf den Plasmaring stösst (Taf. I, Fig. 32). Von jenem Augenblick an bleibt der Plasmaring mit dem Verbindungsschlauch verbunden und die Fäden der Zellplatte werden in unmittelbarem Anschluss an dessen Oberfläche ergänzt (Taf. I, Fig. 35, auch an der einen Kante der durch Druck in schräg polare Ansicht gebrachten Figur 33 zu sehen). Die vordringende Scheidewand faltet die Chlorophyllbänder zunächst nach innen zu ein und löst sie hierbei ein Stück weit von dem Wandbelege ab; weiterhin werden die Chlorophyllbänder durchschnitten [1]). Dasselbe Schicksal erfährt schliesslich auch der Verbindungsschlauch, die Innen-

1) Vergl. Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl. p. 181.

ränder des Cytoplasmaringes treten in Contact und der Abschluss der Scheidewandbildung wird vollzogen.

Die dem Mutterkern zukommenden Aufhängefäden werden während der Mitose auf die beiden Tochterkerne vertheilt. Ein Theil dieser Aufhängefäden, derjenige nämlich, auf welchen der vordringende Cytoplasmaring trifft, geht ausserdem verloren. So müssen denn neue Aufhängefäden hinzugebildet werden. Diese entstehen als Zweige der vorhandenen. Die Zweigbildung erfolgt am äusseren Ende des Fadens, wo derselbe an das einwärts vorspringende Pyrenoid ansetzt. Der neue Zweig bildet sich als Cytoplasmafaden dem Wandbelag entlang und folgt entweder demselben Chlorophyllbande, an welchem der Mutterfaden befestigt ist, oder durchsetzt auch den Zwischenraum der Bänder, um ein benachbartes zu erreichen. Schliesslich fixirt sich das Ende des neuen Zweiges an diesem oder jenem Chlorophyllbande. Ist dieses geschehen, so beginnt eine Spaltung des Mutterfadens von der Ansatzstelle des Zweiges ab gegen das Innere, wodurch der Mutterfaden alsbald an seinem Ende in mehr oder weniger gleich starke Gabelzweige zerlegt erscheint. In dem Maasse als das Chlorophyllband wächst und die Insertionsstellen der betreffenden Zweige auseinanderrücken, reicht die Spaltung des Mutterfadens immer tiefer und kann schliesslich bis zur völligen Zerlegung desselben in zwei getrennte Fäden führen. Während die eine Spaltung nach innen zu fortschreitet, kommen neue Zweige an den Enden hinzu. Einzelne Zweige werden schliesslich auch durchrissen und ganz eingezogen. Ueberall, wo neue Zweige der Aufhängefäden an die Chlorophyllbänder ansetzen, bildet sich je ein Pyrenoid aus. Ein solches Pyrenoid ist zunächst sehr klein, nimmt aber alsbald an Grösse zu und umgiebt sich währenddem auch mit einer Stärkehülle. Diese Entstehungsart der Pyrenoide verräth deren

Beziehung zu den Aufhängefäden, und war es Pringsheim, der zuerst nachwies, dass jeder Zweig eines Aufhängefadens bei Spirogyra an einem Pyrenoid endet [1]). Es können Pyrenoide der Spirogyra aber auch frei im Chlorophyllbande ohne *directe Verbindung mit den Aufhängefäden auftreten*. Ob, wie Schmitz angiebt [2]), eine Vermehrung der Pyrenoide auch durch Theilung erfolgen kann, mag dahingestellt bleiben. Entsprechende Mittelformen sind an fixirten Präparaten leicht zu finden, doch der Vorgang im Leben noch nicht beobachtet [3]).

Ich erwähnte schon, dass ein Theil der Aufhängefäden bei jedem Theilungsschritt schwindet. Es sind das diejenigen Aufhängefäden, welche während der Mitose dem äquatorialen Theile des Verbindungsschlauches zufallen. Der vordringende Plasmaring bei der Scheidenausbildung kommt mit diesen Fäden bald in Berührung. Dieselben verschmelzen mit dem Ringe und hören ganz auf zu existiren, wenn dieser Ring den Verbindungsschlauch erreicht. Diese mittleren Aufhängefäden gehen somit auf die Tochterkerne nicht über.

1) Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XII, p. 304.

2) Chromatophoren der Algen p. 77.

3) Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVI, p. 79, zieht die Vermehrung der Pyrenoide durch Theilung in Zweifel.

II. Der ruhende Zellkern.

Es ist gegen diese Bezeichnung eingewandt worden, der Zellkern sei nicht in Ruhe, wenn er sich nicht theilt, vollziehe vielmehr alsdann auch bestimmte physiologische Functionen. Der Ausdruck „ruhender Zellkern“ soll aber auch nur einen Gegensatz gegen den sich theilenden Kern bilden und in diesem Sinne gebraucht werden. Dieser Ausdruck hat sich trotz der gemachten Aussetzungen bereits so eingebürgert, dass es wohl nicht angezeigt erscheint, ihn aufzugeben.

Ueber diesen ruhenden Zellkern möchte ich nur wenige Bemerkungen machen. Aus den Untersuchungen von Salamandra hat sich ergeben, dass dort im Gerüstwerk der ruhenden Kerne sich vielfach dickere, stärker tingirbare Stränge unterscheiden lassen, welche durch feinere, sich schwächer färbende Brücken verbunden werden [1]). Bei der grossen Uebereinstimmung, welche die Kerntheilungsvorgänge von Salamandra mit denjenigen gewisser Pflanzen, vornehmlich von Fritillaria imperialis zeigen, lag es nahe, auch den Bau

---

1) Vergl. vornehmlich **Flemming**, Zellsubstanz, Kern- u. Zelltheilung p. 135, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle, Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. XXIX, p. 403, 424; **Rabl**, über Zelltheilung, Morphologisches Jahrbuch, Bd. X, p. 282.

der ruhenden Kerne letzterer Pflanzen in Vergleich mit Salamandra zu ziehen. Solche Brücken nun, wie sie von Flemming und Rabl in den ruhenden Kernen von Salamandra beschrieben worden sind, kommen bei Fritillaria nicht zur Ausbildung. Das zarte Gerüstwerk der Zellkerne aus der jüngsten Endospermanlage sieht im optischen Durchschnitt so aus, wie ich es in Fig. 1, Taf. II bei entsprechend starker Vergrösserung abgebildet habe. Ich bemerke, dass der zur Darstellung gewählte Kern relativ locker gebaut war und so besseren Einblick gewährte. Das Präparat war mit der Flemming'schen Chromosmiumessigsäure fixirt und nach der Flemming'schen Methode mit Safranin intensiv gefärbt worden. Ich habe es versucht, in dem Präparate nicht nur den Verlauf der einzelnen Fäden, sondern auch die relative Grösse der in den Fäden vertheilten Körnchen genau anzugeben. Auch Kernkörperchen und Kernwand sind möglichst naturgemäss eingetragen. Seitliche Brücken zwischen den Fäden fehlen und ich kann hinzufügen, dass ich bisher solche auch in den Kernen anderer Pflanzen nicht gefunden habe. Das erste Gerüstwerk kommt bei Fritillaria wie in anderen Fällen dadurch zu Stande, dass die Windungen der äusserst fein ausgesponnenen Kernfäden vielfach durcheinander greifen und an den Contactstellen verbunden erscheinen. Die Fäden sind nicht tingirt und ich habe schon bei Spirogyra bemerkt, dass ich sie als Lininfäden bezeichnen will, entsprechend dem Namen, den Frank Schwarz dem sie bildenden Proteïnkörper gegeben hat. Die stark tingirten, verschiedenen grossen Körnchen in den Lininfäden bestehen aus Chromatin. Die Substanz der stark gefärbten Nucleolen bezeichnet Frank Schwarz als Pyrenin, diejenige der dem Pyrenin verwandten, doch nicht tingirbaren Kernwandung als Amphi-

pyrenin [1]). Ich habe schon die Frage aufgeworfen, ob es sich bei Kernkörperchen um eine einheitliche Substanz handle. Selbst bei stark überfärbten Präparaten ist eine Structur an dem Kernsaft der Kernhöhle nicht zu erkennen. Ob ein oder ob mehrere Kernfäden in der Kernhöhle vertreten sind, lässt sich im Gerüstwerk des Ruhezustandes mit objectiver Sicherheit nicht feststellen. Ebenso ist es schwer, in dem ruhenden Zellkern eine bestimmte Anordnung der Fäden zu unterscheiden. Die Fäden sind so stark hin und her gekrümmt, greifen so vielfach durcheinander, dass sich die Verhältnisse ursprünglicher Anordnung dadurch für den Beobachter verwischen.

In den Controversen der indirecten Kerntheilung schlug ich vor [2]), im Cytoplasma des Zellkern (dem Nucleoplasma) zwischen Nucleohyaloplasma und Nucleomikrosomen zu unterscheiden. Die Bezeichnung Nucleohyaloplasma könnte immerhin als morphologischer Begriff beibehalten werden, sie entspricht dem Frank-Schwarz'schen Linin. Die Bezeichnung Nucleomikrosomen muss ich aber auf Grund seitheriger Publicationen definitiv aufgeben. Die neueren Untersuchungen haben ja ergeben, dass eine Parallele zwischen den Mikrosomen des Zellplasma und den Chromatinkörnern des Kernplasma nicht zu ziehen ist. Die Mikrosomen des Zellplasma stellen nach Pfeffer [3]) und Frank Schwarz [4]) weder eine morphologische noch eine chemische Einheit vor, während beides in hohem Grade für die Chromatinkörner des Zellkernes gilt.

---

1) Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas p. 9.

2) l. c. p. 4.

3) Arbeiten des bot. Inst. in Tübingen, Bd. II, p. 252.

4) [illegible]

Die Kernwandung ist eine Hautschicht, mit der sich das umgebende Cytoplasma gegen die Kernhöhle abgrenzt. Ich halte an dieser Auffassung fest, trotz der Bedenken, die gegen dieselbe geäussert worden sind. Sehr leicht kann man sich wohl von der Zugehörigkeit der Kernwandung zum Cytoplasma überzeugen, wenn man solche Objecte, wie etwa mit Alcohol fixirte Pollenmutterzellen von Lilium-Arten, mit concentrirter Schwefelsäure behandelt. Auf demjenigen Stadium besonders, welches die getrennten Segmentpaare an der Wandung des Mutterkerns vertheilt zeigt, kann man auf das Bestimmteste feststellen, dass diese Wandung die einzige Abgrenzung des Cytoplasma gegen die Kernhöhle ist. Dass trotzdem die Kerne von dieser Wandung umgeben aus zerdrückten, lebenden Zellen hervortreten, kann nicht mehr überraschen, als dass es auch beliebige Vacuolen thun. Auch an fixirten Objecten können bestimmte Bedingungen es mit sich bringen, dass sich die Kernwandung von dem umgebenden Cytoplasma trennt. Solche Fälle sind bei Pflanzen immerhin recht selten. Guignard hat sie an dem primären Zellkern im Embryosack von Lilium beobachtet[1]). Die Kernwandung war dort an verschiedenen Punkten von dem umgebenden Cytoplasma faltig abgelöst. Guignard erklärt dieselbe für eine wirkliche Membran, nimmt aber so wie ich ihren Ursprung aus dem Cytoplasma an. Das cytoplasmatische Zellnetz, schreibt er[2]), ist unmittelbar mit dieser Membran verbunden, das Kerngerüst lehnt an dieselbe an. In dem protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke von Leucojum aestivum habe ich ebenfalls, doch nur ausnahmsweise, eine

---

1) Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire, Ann. d. sc. nat. Bot., T. XX, p. 317, Taf. 15, Fig. 4.

2) l. c. p. 361.

Trennung des umgebenden Cytoplasma von der Kernwandung zu beobachten Gelegenheit gehabt. So stellt beispielsweise Fig. 39, Taf. III den Rand eines Präparates dar, wo der Wandbeleg durchrissen worden war und sich so von einem Zellkern trennte, dass derselbe intact, von seiner Wandung umgeben, doch an einer Seite ganz von Cytoplasma entblösst, zurückblieb. In demselben Präparate waren mehrere nebeneinander gelegene Zellkerne beim Präpariren ganz aus dem Cytoplasma herausgelöst worden, so dass entsprechende Höhlungen nur ihre Stellen bezeichneten.

Frank Schwarz hat neuerdings bei den von ihm studirten Zellkernen gefunden, dass die Kernwandung in chemischer Beziehung, von ihrer geringen Tinctionsfähigkeit abgesehen, nur wenig von den Nucleolen abweiche [1]). Es liesse sich wohl denken, dass dies dem Einfluss der im Kernsaft gelösten Substanz zuzuschreiben sei. Durch diese Annäherung an die Nucleolen wird eine Differenz gegen das Plastin bedingt, welches die Grundmasse des Cytoplasma und auch die Wände der Vacuolen in demselben bildet [2]).

Es unterliegt nach alledem also in der That keinem Zweifel, dass der Kernwandung immerhin eine gewisse Selbständigkeit und Eigenart dem übrigen Cytoplasma gegenüber zukommt, wodurch an der sichergestellten Thatsache nichts geändert wird, dass die Kernwandung morphologisch dem Cytoplasma angehört. Denn die Kernwandung wird während der Prophasen von dem umgebenden Cytoplasma aufgenommen, und von diesem aus als Abgrenzung der neuen Kernhöhle während der Anaphase auch wieder erzeugt.

---

1) l. c. p. 9.
2) Ebendas. p. 168.

III. Aufbau der Kernfäden im Knäuelstadium.

Als thierischen und pflanzlichen Gewebezellen gemeinsam vorkommend, ist der Anfbau der Kernfäden mit Beginn des Knäuelstadiums aus Scheiben verschiedener Tinctionsfähigkeit hinlänglich bekannt [1]). Ich begnüge mich für Pflanzen hier auf meine Schilderungen und Abbildungen in den „Controversen der indirecten Kerntheilung" zu verweisen [2]). Wenn ich auf diesen Gegenstand zurückkomme, so ist es nur, weil ich es jetzt an anders fixirten und entsprechend vergrösserten Präparaten versucht habe, Schritt für Schritt die Umwandlung der Structur der Kernfäden des Ruhezustandes in diejenige des Knäuelstadiums zu verfolgen. An stark mit Safranin oder Hämatoxylin tingirten Chromosmiumessigsäure-Präparaten der Zellkerne aus dem protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke und dem jungen Endosperm von Fritillaria imperialis lässt sich die Sache unschwer sehen. Die kleinen Chromatinkörner des Liningerüsts rücken, während die Kernfäden sich verkürzen, zusammen und verschmelzen zu immer grösser werdenden Gebilden. Während in der Vertheilung und der Grösse der Körnchen im Linin-

---

1) Zuerst von Pfitzner nachgewiesen, Morph. Jahrb., Bd. VII, p. 289.

2) Vornehmlich p. 7 und Taf. I, Fig. 32.

gerüst des ruhenden Kerns grosse Unregelmässigkeit obwaltet, folgen in den sich verkürzenden Kernfäden alsbald die Chromatinkörner in gleicher Grösse und in gleichen Abständen aufeinander. Man stellt dabei fest, dass die Masse des Chromatins in den Fäden bedeutend anwächst, diejenige des Linins entsprechend sinkt. Weitere Verschmelzungen der Chromatinkörner, wobei die Verkürzung der Fäden anhält, führen schliesslich zur Bildung der dicken Chromatinscheiben, die durch nur relativ dünne Scheiben von Linin verbunden erscheinen. Auf diese flachen Scheiben ist das Linin in den Kernfäden des Knäuelstadiums reducirt. Diese ganze Veränderung spielt sich bei Fritillaria ab noch während die Kernkörperchen bestehen, so dass die Zunahme des Chromatins nicht auf deren Rechnung gebracht werden kann. Der distincte Aufbau aus Chromatin- und Lininscheiben erhält sich in den Kernfäden bis in das Knäuelstadium der Tochterkerne hinein. Der Längsspaltung der Kernfäden in der Metaphase geht, wie bereits bekannt[1]) und hier nur kurz erwähnt werde, eine Abflachung der Kernfäden und eine Theilung der Chromatinscheiben voraus. In den Tochterkernen spielt sich beim Uebergang in den Ruhezustand der umgekehrte Vorgang, als wie er im Mutterkern zuvor geschildert wurde, ab. Die Chromatinscheiben zerfallen in kleinere Körner, die weiterhin an Masse verlieren, während das Linin zwischen denselben sich vermehrt. In den sich streckenden Lininfäden werden die Chromatinkörner entsprechend auseinander gerückt. Annähernd zu der Zeit, wo die den Kernfäden ihre Scheibenstructur aufgeben, treten zwischen Windungen derselben die Nucleolen wieder auf. — Ausserordentlich instructive Präparate lieferte mir die Einwirkung

1) Pfitzner, Morph. Jahrb. Bd. VII, p. 295.

von Eau de Javelle auf im Knäuelstadium befindliche Mutterkerne der Pollenmutterzellen von Lilium-Arten. Die Kernfäden quellen in der Eau de Javelle und werden schliesslich gelöst, dabei widerstehen die Chromatinscheiben etwas länger als die zwischenliegenden Lininscheiben. Sie werden als tonnenförmige Gebilde auseinandergetrieben und die Fäden erhalten ein ausgeprägt perlschnurartiges Aussehen. — Mit am schärfsten zeichnet sich bei Pflanzen der Aufbau der Kernfäden aus Chromatin- und Lininscheiben in den Zellkernen des Wandbelegs von Amaryllideen, wie Galanthus, Leucojum. Auch für das Studium der Längsspaltung der Kernfäden sind gute Präparate dieser Pflanzen sehr geeignet. Ebenso stellt man dort sehr leicht die Entstehung der Chromatinscheiben aus den grösserwerdenden und anschwellenden Körnchen des Liningerüsts fest.

Dass dem Aufbau der Kernfäden aus regelmässig aufeinanderfolgenden Scheiben vor stattfindender Längsspaltung eine tiefere Bedeutung zukommen muss, lehrt der Umstand, dass derselbe auch in sehr abweichenden Vorgängen der Mitose, bei niederen Pflanzen und Thieren, uns entgegentritt. Wir haben diesen Aufbau für Spirogyra constatirt [1]), er wird nicht minder auch in den Segmenten der Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala beschrieben [2]). Die Annahme liegt eben nahe, dass durch einen solchen Aufbau der Kernfäden, der eine völlig gleichmässige Substanzvertheilung in denselben bedingt, auch erst die Bildung völlig gleicher Producte bei der Längsspaltung gesichert wird.

1) Vergl. Fig. 18b, Taf. I.

2) Vergl. vornehmlich Boveri, Zellen-Studien, Heft I, Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala u. Ascaris lumbricoides, 1887, p. 15 und die Figuren 8 bis 15 Taf. I.

IV. Zahl der Kernfäden.

Einer erneuerten Prüfung schien mir die Frage bedürftig, ob der ruhende Zellkern nur einen einzigen in sich zurücklaufenden oder ob er eine Anzahl von Kernfäden führt. Ich glaubte bisher für einen Kernfaden eintreten zu können und fand diese meine Annahme vornehmlich durch die Arbeiten Guignard's gestützt [1]. Dem entgegen machte vornehmlich Rabl [2]) geltend, dass es zwar allerdings oft genug gelinge, einen Faden auf weite Structur hin zu verfolgen, so dass er selbst Anfangs geneigt gewesen wäre, sich alle Fäden in Zusammenhang zu denken, dass aber thatsächlich doch jeder Faden schliesslich entweder aufhöre, oder mit anderen verschmelze. — Von dem einen Faden ausgehend liessen sowohl ich, als Guignard und Andere, die auf späteren Theilungsstadien deutlich gesonderten Segmente durch Quertheilung des einen Fadens entstehen, und eine ähnliche „Segmentirung des Gewindes in Längsabschnitte" nahm auch Flemming an [3]). Eine weitere Consequenz dieser Auffassung war, dass ich und Andere eine Verschmelzung der

1) Vornehmlich in Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire, Ann. d. sc. nat. Bot., T. XX, p. 310.

2) Ueber Zelltheilung, Morph. Jahrb., Bd. X, p. 227.

3) Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung, p. 202.

Enden der secundären Segmente in den Tochterkernen annahmen. Ein solches Verschmelzen findet nun aber thatsächlich in den von mir untersuchten Objecten nicht statt. Es bleiben im Tochterkern die Segmente, die derselbe von dem Mutterkern erhielt, getrennt und sie sind es auch, die bei dem nächsten Theilungsschritt getrennt in die Erscheinung treten.

Als Untersuchungsobject dienten mir zunächst die Pollenmutterzellen von Lilium bulbiferum, und zwar Alcoholmaterial derselben. Querschnitte durch die Antheren wurden in einem Wassertropfen auf den Objectträger gelegt, mit Deckglas bedeckt und hierauf vom Deckglasrande aus mit Eau de Javelle behandelt. Ein am entgegengesetzten Rande des Deckglases angebrachter Fliesspapierstreifen sorgte für baldigen Zutritt der Eau de Javelle zu den Präparaten und regulirte deren Einwirkung. Diese wurde unmittelbar bei starker Vergrösserung verfolgt. Die Eau de Javelle löste alsbald das feinkörnige Cytoplasma der Pollenmutterzellen zu einer homogenen Masse auf, brachte hierauf die Kernwandung und auch rasch das Kernkörperchen zum Schwinden und veranlasste weiterhin eine Quellung der Kernfäden, durch welche die Windungen dieser Fäden mehr oder weniger stark auseinander getrieben wurden. Schliesslich erfolgt auch eine Lösung der Kernfäden, so dass die Mutterzellen ganz leer erscheinen. Die Einwirkung der Eau de Javelle liess ich nun aber nicht bis zu diesem äussersten Zeitpunkte andauern, sistirte dieselbe vielmehr durch Einsaugen von Wasser unter das Deckglas. Nach entsprechendem Auswaschen des Präparats wurde das Wasser durch verdünntes, mit Bismarckbraun tingirtes Glycerin ersetzt, das seinerseits, nach längerer Einwirkung, reinem, verdünntem, Glycerin weichen musste.

Zunächst constatirte ich auch jetzt, dass in den nach

früheren Methoden tingirten und durchsichtig gemachten Präparaten der Pollenmutterzellen von Lilium nicht zu entscheiden war, ob der Mutterkern im feinfädigen Knäuelstadium [1]) einen oder zahlreiche Fäden führe. Die Fäden sind eben zu fein, um sichere Ergebnisse in dieser Richtung zu gestatten. Glaubt man auch wirklich, einen Faden frei endigen zu sehen, so bleiben schliesslich doch Zweifel, ob nicht etwa eine rücklaufende Windung desselben in irgend welcher Weise verdeckt geblieben sei. Ebensowenig ist mit Sicherheit das Ende eines Fadens in den jungen Tochterkernen zu ermitteln. An den mit Eau de Javelle behandelten Präparaten wird dies nun wesentlich leichter. Für den Mutterkern der Pollenmutterzellen können freilich immer noch Zweifel bestehen bleiben, da nicht ausgeschlossen ist, dass das Reagens Zerreissungen bewirkt habe; für die Tochterkerne (Taf. II, Fig. 2, 3a und b) kommt man hingegen zu ganz sicheren Resultaten. Diese Tochterkerne überschreiten, wie durch meine und Anderer Angaben hinlänglich bekannt ist [2]), nicht das Knäuelstadium, das heisst, ihre Differenzirung wird nicht bis zur Ausbildung des feinfädigen Gerüstes fortgeführt, und auch Nucleolen treten in diesen Tochterkernen nicht auf. Es folgen vielmehr auf das Knäuelstadium der Anaphase alsbald die Prophasen des nächstfolgenden Theilungsschrittes. Sind in der Anaphase die Tochtersegmente bis an ihren Bestimmungsort angelangt, so sieht man sie alsbald ihre äquatorialen Enden nach dem Inneren der Kernanlage einziehen [3]). Freie Segmentenden sind dann schliesslich auch an den besttingirten Präparaten nicht mehr zu

---

1) Etwa der Fig. 60 der Controversen.

2) Vergl. Controversen, p. 32.

3) Controversen, Taf. II, Fig. 81.

constatiren, so dass ich mit Bestimmtheit eine Verschmelzung der Enden der Segmente zu einem einzigen Faden annehmen zu müssen glaubte und in dem Einwärtsbiegen der Segmentenden eine diesem Zweck dienende Einrichtung erblickte. Mit Eau de Javelle lassen sich nun, richtige Einwirkung derselben vorausgesetzt, in den sämmtlichen Stadien, welche zwischen der beginnenden Einwärtsbiegung der Segmentenden und den Prophasen des nächsten Theilungsschrittes liegen, die Segmente auseinander treiben. Dieselben haben während dieser Zeit bedeutend an Länge zugenommen, einen geschlängelten Verlauf gewonnen, sind aber stets getrennt in der ursprünglichen Zwölfzahl nachzuweisen. Das Einwärtsbiegen der Segmentenden bezweckt somit nur ein Abrunden und Abschliessen der Kernanlage, die Enden der Kernfäden bleiben dabei dauernd getrennt. Während die Kernfäden sich verlängern, winden sie sich ineinander, kommen auch wohl mit den Enden in Contact, doch ohne wirklich zu verschmelzen. Ein einziger, fortlaufender Kernfaden wird also nicht gebildet, die getrennten Kernfäden der Anlage behalten ihre morphologische Selbständigkeit dauernd bei. Ich sagte schon, dass die Zahl der Fäden hier nachweislich zwölf beträgt, und in dieser Zahl finden sie sich auch in der nächsten Prophase wieder Es findet somit in diesem Falle auch nicht eine etwa anzunehmende theilweise Verschmelzung von Fadenenden statt und ist demgemäss die Ausbildung der nächsten Theilungsfigur mit keinerlei Segmentirung der Kernfäden verbunden. In diesem Sinne sind alle älteren Angaben über die Theilungsvorgänge in den Pollenmutterzellen der Liliaceen zu corrigiren. Die scheinbaren Segmentirungen in den Prophasen des nächsten Theilungsschritts sind nur Auswickelungen der verschränkten Fäden, die mit Verkürzungen, Umkrümmungen und Lagenänderungen verbunden sind. Wohl

sieht man auch während dieser Umlagerungen einzelne Fäden mit ihren Enden aneinander haften, wodurch Schlingen entstehen, die den Eindruck sich nothwendig machender Quertheilungen hervorrufen, doch sind das eben nur vorübergehende Verbindungen, die auch fehlen können und die sicher oft durch die Einwirkung der Reagentien hervorgerufen werden. Die mit Eau de Javelle behandelten Präparate lassen auch nicht den geringsten Zweifel an der Richtigkeit all' des Vorausgeschickten, denn man erhält in allen Stadien der Anaphase Präparate, die einen Theil, ja auch wohl die sämmtlichen Kernfäden in voller Isolirung zeigen.

Für den Mutterkern der Pollenmutterzelle ist die Aufgabe weniger leicht. Im Stadium des feinfädigen Gerüstes ist kaum eine objective Sicherstellung des Vorhandenseins von Fadenenden auch an Eau de Javelle-Präparaten zu erreichen, diese Sicherstellung wird erst möglich in den beginnenden Anaphasen, auf Stadien freilich, in welchen ich und Andere einen zusammenhängenden, einzigen Kernfaden noch angenommen hatten [1]).

Von besonderer Wichtigkeit schien es mir auch, die Pollenmutterzellen einer Allium-Art in Untersuchung zu nehmen; behauptet doch Guignard [2]), dass man gerade dort sich von der Existenz eines einzigen Kernfadens besonders leicht überzeugen könne. Ich wandte mich an Allium fistulosum und behandelte das Alcohol-Material, wie bei Lilium, mit Eau de Javelle. Dieser gegenüber verhalten sich die Zellkerne der Pollenmutterzellen der genannten Allium-

---

1) Den Stadien 59 und 60, Taf. II, der Controversen entsprechend.

2) Recherches sur la structure etc. p. 32, auch Taf. III, Fig. 68.

Art im wesentlichen so wie diejenigen von Lilium, was ausdrücklich hervorgehoben werden muss, da die Behandlung mit Eau de Javelle unter Umständen auch ganz andere Resultate liefern kann. Das sei hier zunächst nur berührt und im Besonderen bemerkt, dass beispielsweise am Alcohol-Material der Pollenmutterzellen von Helleborus foetidus die Kernfäden sich schneller und leichter als das Cytoplasma lösen. Helleborus foetidus kann demnach gerade entgegengesetzte Bilder wie Lilium- und Allium-Arten geben. Auch an Pollenmutterzellen von Tradescantia virginica war mit Eau de Javelle nichts zu erreichen; die Elemente des Zellkerns zeigten sich zum Mindesten nicht resistenter als das Cytoplasma. — Die durch entsprechend junge Antheren von Allium fistulosum geführten Querschnitte wurden im Wassertropfen des Objectträgers zunächst mit etwas Methylenblau gefärbt, dann mit Deckglas bedeckt und hierauf die Eau de Javelle zugeführt. Man darf nur geringe Mengen von Eau de Javelle anwenden, da diese Pollenkörner ihr weniger als diejenigen von Lilium widerstehen. Das vorausgehende Färben mit Methylenblau erwies sich als Fortschritt in der Methode, denn die tingirten Theile behalten diese Färbung so lange, als sie nicht gelöst werden. Es stört somit nicht, dass durch das Methylenblau der ganze Zellkörper zunächst Färbung annimmt, denn die Eau de Javelle löst und entfärbt zugleich das Cytoplasma, dann in gleicher Weise die Kernwandung und das Kernkörperchen und lässt nur die tingirten Kernfäden zurück. Die Windungen derselben werden alsbald ziemlich weit auseinander getrieben, häufig platzt zugleich unter dem Druck des gequollenen Inhalts die Zellwandung, und der Fadenknäuel des Kerns tritt völlig frei nach aussen hervor. Die Kernplatte der Kerne der Pollenmutterzellen von Allium-Arten zählt nur acht Segmente und

damit hängt es zusammen, dass es bei diesen noch schwieriger als bei Lilium-Arten wird, Enden von Kernfäden in dichten Knäuelstadien aufzufinden. Die richtig regulirte Behandlung mit Eau de Javelle lehrt nun, dass thatsächlich auch bei Allium fistulosum Fadenenden im dichten Knäuelstadium vertreten sind, und es wird somit sehr wahrscheinlich, dass auch dort die acht Kernfäden getrennt im ruhenden Kern erhalten bleiben.

Von den Pollenmutterzellen der Liliaceen wandte ich mich zunächst an den Wandbeleg der Embryosäcke und an das junge Endosperm von Fritillaria imperialis. Von meiner früheren Vorstellung eines einzigen Kernfadens im ruhenden Kern befreit, konnte ich mich jetzt auch dort von der Mehrzahl der Kernfäden überzeugen. Dies gelang bereits an meinen älteren, mit Alcohol fixirten, mit Safranin tingirten, in Dammarlack eingeschlossenen Präparaten; noch besser an Präparaten aus dem jungen Endosperm, die mit Chromosmiumessigsäure fixirt, zum Theil mit Safranin, zum Theil mit Haematoxylin gefärbt, in Dammarlack eingeschlossen waren.

Sehr instructive Präparate ergab alsdann junges, mit Alcohol fixirtes Endosperm von Allium odorum, das mit Methylenblau tingirt und mit Eau de Javelle behandelt wurde. Die Einwirkung des Eau de Javelle zeigte auch hier wieder manche eigenthümliche Abweichungen. Das Cytoplasma löste sich relativ leicht, wenn auch langsamer als in den entsprechenden Pollenmutterzellen; dann folgte wesentlich später die Lösung der Kernfäden, während Nucleolen und eine zarte Kernwandung zurückblieben; zuletzt waren meist nur die Nucleolen da. Kernwandung und Nucleolen zeigen sich hier somit meist resistenter als die Kernfäden, während das Gegentheil in den Pollenmutterzellen zu beobachten war. Zugleich musste es mir auffallen, dass das Gerüstwerk der wesentlich

älteren Kerne in den Zellen der sich bereits bräunenden Samenschale von der Eau de Javelle weit rascher zu einer homogenen Masse gelöst wurde, in der sich scharf die erhalten gebliebenen Nucleolen zeichneten. Um übereinstimmende Resultate im ganzen Präparat zu erzielen, empfiehlt es sich auf das mit wässrigem Methylenblau tingirte Präparat, nach Aufsaugung des Ueberschusses des Farbstoffes, einen Tropfen Eau de Javelle fallen zu lassen und hierauf erst mit Deckglas zu bedecken. Doch auch bei möglichst gleichmässiger Behandlungsweise sind oft Schwankungen in der Aufeinanderfolge der Lösung von einem Präparat zum andern zu verzeichnen. — Ob in dem ruhenden Zellkerne von Fritillaria und Allium alle die späteren Segmente der Kernplatte schon getrennt vorliegen, ist schlechterdings nicht zu unterscheiden, ebenso wenig als dies in dem Mutterkerne der Liliaceen-Pollenmutterzellen möglich war; Thatsache ist nur, dass sich Fadenenden nachweisen lassen. Auch konnte ich mich jetzt nicht mehr von einer Segmentirung der Kernfäden während der Prophasen überzeugen. Es schien vielmehr nur eine Verkürzung, Umlagerung und Auswickelung ineinander verschränkter, doch von Anfang an getrennter Fäden vorzuliegen. Instructiv ist im Hinblick auf die uns beschäftigende Frage auch eine Erscheinung, die häufig während der Ausbildung der Tochterkerne bei Fritillaria, Allium und bei anderen ähnlichen Objecten zu beobachten ist, die bis jetzt aber nicht gebührend berücksichtigt wurde. Nachdem nämlich die Tochtersegmente ihre äquatorialen Enden einwärts gekrümmt und eingezogen haben, können einzelne dieser Enden noch eine Zeit lang geradlinig aus der Kernanlage hinausragen. Angenommen nun, alle Segmente sollten miteinander zu einem einzigen Kernfaden verschmelzen, so wäre doch jedes Segmentende auf ein ganz bestimmtes, anderes

Segmentende angewiesen. Wie nun ein verspätetes Segmentende in den dichten Knäuel der bereits stark geschlängelten Faden das andre ihm zukommende finden sollte, ist nicht ganz ersichtlich.

Relativ leicht ist es auch, in den Zellkernen aus dem Wandbelege der Embryosäcke von Galanthus nivalis und von Leucojum aestivum, die Enden der Kernfäden aufzufinden. Es gelingt dies schon in relativ dichten Knäuelstadien. Prachtvolle Präparate von überraschender Schärfe erhielt ich im Wandbeleg von Leucojum aestivum, als ich denselben mit Methylenblau färbte und der Behandlung mit Eau de Javelle aussetzte. Auf Grund solcher Präparate kann ich auch auf das Bestimmteste behaupten, dass während der Umlagerung der Kernfäden, die nach Auflösung der Kernwandung zur Bildung der Kernplatte führen, dort keinerlei Segmentirung der Kernfäden mehr stattfindet. Polwärts gerichtete Schleifen in dem Stadium der Umlagerung zur Kernplatte werden nicht durchbrochen, vielmehr durch Hervorziehung und Geradestreckung der eingekrümmten Fadenenden ausgeglichen. Da der Faden sich gleichzeitig verkürzt, so braucht schliesslich sein polares Ende nicht weiter von der Aequatorialebene entfernt zu sein, wie zuvor die Schleife. Vielfach sind auch die bereits gestreckten Enden der Segmente miteinander verklebt, was die Vorstellung einer nothwendig sich machenden Segmentirung erweckt. Man bemerkt übrigens, dass es oft mehr als zwei Fadenenden sind, die sich in dieser Weise verbunden zeigen.

Auch im Thierreich war allgemein eine Verschmelzung der Fadenenden während der Anaphasen und eine Segmentirung während der Prophasen angenommen worden; erst Rabl trat dieser Annahme theilweise entgegen. „Ich habe",

schreibt er [1]), „oben die Möglichkeit zugegeben, dass einzelne Fäden miteinander zu grösseren Fadenabschnitten verschmelzen, und will sogar nicht bestreiten, dass bei gewissen Kernen alle Knäuelfäden mit einander in Verbindung treten. Ich habe mich aber weder beim Salamander noch beim Proteus mit Sicherheit davon überzeugen können.“ An einer anderen Stelle hebt er dann hervor, dass schon in der Knäuelform, dem Zustande des s. g. segmentirten Knäuels, vierundzwanzig Fäden da sind, das heisst die volle Zahl derselben vertreten ist. „Es ist möglich und selbst wahrscheinlich“, fügt er hinzu [2]), „dass Anfangs eine geringere Anzahl von Fäden vorhanden war und nur allmählich, durch weitere Quertheilung grösserer Fadenstücke, deren vierundzwanzig entstanden sind“. Die für spätere Stadien angegebenen Quertheilungen der Fäden stellt Rabl ganz entschieden in Abrede [3]).

In welchen Fällen die volle Zahl der primären Segmente der Theilungskörper getrennt in dem ruhenden Zellkern vorliegt, in welchen anderen Fällen die Segmentirung einer geringeren Anzahl von Fäden während der Prophase zu erfolgen hat, bei welchen Objecten nur ein einziger Faden im ruhenden Zellkern vertreten ist, ob nicht Vermehrungen und Segmentirungen von Fäden nach Bedürfniss überall möglich sind, das werden erst weitere Untersuchungen sicherzustellen haben. — Es leuchtet ein, dass die Constanz der Segmentzahl, wie sie für die Theilungsfiguren in den Pollenmutterzellen der Liliaceen sicherzustellen ist, durch die Thatsache des Fortbestehens dieser Segmente als getrennter Fäden in

1) Ueber Zelltheilung. Morph. Jahrb. Bd. 10 p. 284.
2) l. c. p. 238.
3) l. c. p. 256.

den ruhenden Zellkernen sich ohne weiteres erklärt. Andererseits habe ich doch aber allen Grund anzunehmen, dass in den rein vegetativen Geweben die Zahl der Segmente in den Theilungsfiguren sich nicht völlig gleich bleibt. Ich untersuchte auf diese Verhältnisse die jugendlichen Gewebe verschiedener Monocotylen, wie Lilium bulbiferum, Fritillaria persica, Tradescantia subaspera, auch Dicotyledonen, wie Helleborus foetidus u. a. m. und fand, dass die Zahl der Kernfäden dort meist um sechzehn schwankt, ohne sich aber streng an diese Zahl zu halten. Dabei hebe ich ausdrücklich hervor, dass ich stets darauf bedacht war, nur die Theilungsfiguren derselben Gewebe gleichzeitig in Vergleich zu ziehen, also etwa nur Theilungsfiguren aus dem Mark, aus der Epidermis, aus der Antheren- und Fruchtknotenwandung, aus den einzelnen Theilen der Samenknospen, so dass die Schwankungen sich nicht aus dem Vergleich heterogener Elemente ergaben. Relativ hohe Segment-Zahlen sind in dem Wandbeleg der Embryosäcke beobachtet worden, sie dürften eine Folge der Verschmelzung aus zwei Kernen sein, welcher der secundäre Embryosackkern seine Entstehung verdankt. Bereits Guignard hat hierauf hingewiesen. Es ist rationell, meint er, anzunehmen, dass das Anwachsen der Zahl chromatischer Segmente in den Endosperm-Kernen eine Folge der Verschmelzung ist, die dem secundären Zellkern des Embryosacks den Ursprung gab" [1]). Guignard schätzt die Zahl der Segmente in den Endospermkernen von Lilium Martagon auf vierundzwanzig und mehr; für die Zellkerne, die durch die Theilung des ersten, primären Zellkerns im Embryosack entstanden sind, giebt er zwölf und sechzehn Segmente an.

1) Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire, Ann. des sc. nat. Bot. T. XX. p. 343.

Der obere Zellkern und seine Nachkommen, welche den Eiapparat liefern, sind nach Guignard constant mit zwölf Segmenten versehen, während der untere und seine Nachkommen, die zur Bildung der Gegenfüsslerinnen bestimmt sind, in den meisten Fällen sechzehn Segmente besitzen sollen [1]). Guignard giebt weiter an, dass die verschiedenen Gewebe von Lilium, so diejenigen der Samenknospen, der Fruchtknoten und der Blüthenstiele, Zellkerne mit sechzehn Segmenten aufweisen. Er erblickt darin eine Analogie mit den sechzehn Segmenten der Antipodenkerne, die ja ebenfalls der vegetativen Sphäre zuzuzählen seien [2]). An der Richtigkeit der Guignard'schen Angabe für das häufige Auftreten von sechzehn Segmenten in den Kernen des unteren Embryosackendes habe ich keinen Grund zu zweifeln; scheint mir doch seine Angabe durch die beigefügten Figuren [3]) hinlänglich gestützt. Ob die Uebereinstimmung der Segmentzahl mit derjenigen der umgebenden Gewebe auf den vegetativen Charakter der unteren Embryonalkerne zurückzuführen sei, muss dahingestellt bleiben. Ich glaube, es kommt auf die volle Constanz der Segmentzahl in den Antipodenkernen überhaupt nicht an, wohl aber in den Kernen des Eiapparates. Ob die Erscheinung einer Vermehrung der Segmentzahl auch bei anderen Pflanzen wiederkehrt, müssen spätere, nicht eben leicht anzustellende Beobachtungen lehren. Die Eau de Javelle dürfte berufen sein, die Aufgabe in manchen Fällen zu erleichtern. — Interessant ist der von Guignard in den Embryosäcken von Lilium beobachtete Fall aber noch dadurch, als er zeigt, dass ein Zellkern unter Umständen

1) l. c. p. 334.
2) Ebendas.
3) l. c. Taf. 15 und 16, Fig. 18 bis 21.

Tochterkerne liefern kann, die beim nächsten Theilungsschritt eine verschiedene Anzahl von Segmenten nachweisen. Guignard hebt hervor, der untere Zellkern werde oft nachweislich besser ernährt und zeichne sich manchmal frühzeitig schon durch etwas bedeutendere Grösse vor seinem Schwesterkern aus. So mag denn die bessere Ernährung ein stärkeres Wachsthum einzelner begünstigter Fäden veranlassen und deren spätere Segmentirung nothwendig machen. Auch mir fiel es vielfach auf, dass die frei sich durch Theilung vermehrenden Endospermkerne in dem besonders plasmareichen oberen Ende des Embryosacks durch grössere Segmentzahl ausgezeichnet sind. So fand ich es namentlich bei Allium odorum und Leucojum aestivum. Nicht selten fällt in den Theilungsfiguren der Gewebe eine ungleiche Grösse der Segmente auf. Es liesse sich aber wohl denken, dass das Ueberschreiten einer bestimmten Segmentlänge zur Theilung, das Zurückbleiben unter einer bestimmten Länge etwa zu Vermehrungen führe. Auch Rabl macht für Salamanderlarven auf die Thatsache aufmerksam, „dass die Länge der Fadensegmente sehr beträchtlich variirt und in einem und demselben Knäuel Fäden von sehr ungleicher Länge angetroffen werden können [1]). Sehr segmentarme Theilungsfiguren sind mir vielfach in älteren Gewebstheilen der untersuchten Pflanzen, an Orten, wo die Theilungsvorgänge bereits im Erlöschen waren, begegnet, und führt beispielsweise Fig. 28, Taf. III, eine solche Kernplatte aus dem Parenchym des Blüthenstiels von Lilium bulbiferum vor. Ob übrigens die bedeutende Grössenabnahme, welche die Zellkerne in älteren Geweben erfahren, mit einer Reduction der Kernfäden constant verbunden ist, vermag ich noch nicht anzugeben.

1) l. c. p. 252.

Eine plötzliche Zunahme der Segmentzahl ist vielfach die Folge von Kernverschmelzungen. Solche Kernverschmelzungen sind besonders häufig in den Zellen der ersten aus dem Wandbelege des Embryosacks erzeugten Endospermschicht; gelegentlich kommen sie auch später vor, wenn nach erfolgter Kerntheilung die Zelltheilung aus irgend welchem Grunde unterblieb. Bei manchen Pflanzen sind Kernverschmelzungen in der ersten Endospermschicht geradezu Regel und so habe ich denn schon vor längerer Zeit auf gewisse Corydalis-Arten als auf besonders typische Objecte solcher Art hingewiesen [1]. In jungen Endospermzellen von Corydalis pallida können beispielsweise in Folge von Verschmelzung einer grösseren Zahl von Zellkernen Kernplatten von ganz unglaublicher Breite und dementsprechendem Segmentreichthum zu Stande kommen. — Aus einer Verschmelzung, und nicht anderen Ursachen, erklärt sich, meiner Auffassung nach, auch der von Guignard im Embryosack von Lilium candidum beobachtete Fall, in welchem das obere Embryosackende zwei Zellkerne in Theilung, das untere nur einen solchen Zellkern, doch mit annähernd doppelter Segmentzahl, zeigt [2]. Guignard meint [3], der untere Embryosackkern sei hier um einen Theilungsschritt hinter dem oberen zurückgeblieben, während ich, meinen sonstigen Erfahrungen nach, kaum daran zweifeln kann, dass im unteren Embryosackende die beiden durch den ersten Theilungsschritt enstandenen Zellkerne mit einander verschmolzen seien und das einzige Theilungsbild das Product dieses Verschmelzungsprocesses sei. Die nach

1) Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl. p. 26.

2) Structure et division du noyau cellulaire, Ann. des sc. nat. Bot. T. XVII. Taf. IV, Fig. 111.

3) Ebenda p. 27.

Guignard's Angaben und Zeichnungen mindestens doppelte Segmentzahl in dieser Theilungsfigur spricht entschieden für meine Auffassung, wie denn in diesem Verhalten ein vollständiges Analogon dessen gegeben ist, was weiterhin für den secundären Embryosackkern zutrifft. — Die durch Verschmelzung von Zellkernen veranlasste Vermehrung der Kernfäden braucht aber nicht eine dauernde zu sein und beweist eben auch die Möglichkeit einer Herabsetzung der Segmentzahl in den aufeinander folgenden Theilungsschritten. So muss es beispielsweise bei Corydalis pallida sein, wo trotz der constanten Kernverschmelzungen bei der Endospermanlage, in älteren Endospermzellen meist nur annähernd gleichzählige, etwa sechzehn Segmente führende Kernplatten vorliegen.

Wie aus den angeführten Thatsachen und den gegebenen Erörterungen folgt, kann ich für eine volle Constanz der Segmentzahl in den vegetativen Geweben der Pflanzen nicht eintreten. Auffallend häufig ist mir dort die Zahl sechzehn begegnet, doch meist mit merklichen Abweichungen. Wie weit solche gehen können, zeigt am besten das Endosperm von Allium odorum, das fast in jedem Präparat auffallende Schwankungen bietet. Völlig constant in ihrer Fadenzahl scheinen nur, so weit die Beobachtungen reichen, die Zellkerne generativer Zellen zu sein. Für die Pollenmutterzellen von Liliumarten konnte ich dies wenigstens mit voller Sicherheit constatiren, da ich Zählungen an Hunderten von Zellen vorgenommen habe. Ebenso habe ich in Hunderten von Pollenmutterzellen von Chlorophytum Sternbergianum constant zwölf Segmente gefunden, doch bin ich auch auf eine Anthere gestossen, deren Pollenmutterzellen übereinstimmend vierzehn Kernfäden führten. Für die volle Constanz der Segmentzahl in den Zellkernen, die den Eiapparat in den Embryo-

säcken aufbauen, fehlt es noch an hinreichenden Erfahrungen, die eben auch nicht leicht werden zu gewinnen sein.

In den Epithel- und Bindegewebszellen der Salamandralarven beträgt die Zahl der Kernfäden vierundzwanzig. Diese Zahl ist aus elf sicheren Zählungen von Flemming und Rabl gewonnen worden. In keinem Falle liess sich mit Bestimmtheit eine grössere Zahl nachweisen, so dass Rabl die genannte Zahl für constant hält [1]). Flemming geht noch weiter [2]) und glaubt, dass für jede Zellenart in Bezug auf die Menge der „Kernschleifen" ein bestimmtes Zahlengesetz existirt. Ich bin wie gesagt für die Pflanzen zu einem anderen Resultat gelangt, was zur weiteren Prüfung auch der für Thiere gemachten Angaben, die sich ganz vorwiegend auf Salamandra beziehen, anregen dürfte. In den Spermatocyten von Salamandra beträgt die Zahl der Kernfäden nach Flemming [3]) zwölf und ist dort sicher constant, was zu den Befunden in den Pollenmutterzellen der Pflanzen gut passen würde. „Es scheint", meint Flemming, „nach den Angaben und Figuren anderer Forscher auf botanischem Gebiet, sowie nach denen Carnoy's über Arthropoden annehmbar, dass bei den männlichen Keimzellen überhaupt Neigung zu Reduction der Segmentzahl herrscht. Für die weiblichen Keimzellen würde das Ascarisei mit seinen vier Schleifen ein eclatantes Beispiel gleicher Art darstellen; es darf aber gewiss nicht verallgemeinert werden, denn bei den Eiern anderer Thiere (z. B. Echinodermen) ist die Zahl wiederum sehr beträchtlich" [4]). Im Anschluss an diese An-

1) l. c. p. 248

2) Neue Beiträge, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX, p. 443.

3) Ebendas. p. 442.

4) l. c. p. 443.

gaben von Flemming sei bemerkt, dass v. la Valette St. George für die Spermatocyten von Forficula auricularis ebenfalls zwölf Segmente, also eben so viel wie bei Salamandra, als constant angiebt[1]; Platner zählte hingegen dreissig Segmente in den Spermatocyten der Lepidopteren[2]. Für die Keimbläschen der Eier von Ascaris megalocephala sind nach Boveri zwei, für diejenigen von Ascaris lumbricoides vierundzwanzig Segmente typisch[3].

Den Flemming'schen Wahrnehmungen gemäss, macht sich auch bei den Pflanzen vielfach eine Neigung zur Reduction der Segmentzahl in den generativen Zellen, welche die Geschlechtsproducte zu liefern haben, geltend. So führen Lilium, Tradescantia, Helleborus foetidus zwölf, Alstroemeria, Allium sogar nur acht Kernfäden in den Pollenmutterzellen, während ich bei allen diesen Pflanzen die Zahl sechzehn in den Geweben dominirend fand. Bei Liliumarten konnte ich mit Hilfe von Eau de Javelle constatiren, dass sechzehn Segmente auch den Kernen der Antherenwandung zukommen, dass sechzehn Segmente selbst in den sich theilenden Archesporzellen, den Urmutterzellen des Pollens, noch vertreten sind und die Zahl zwölf wirklich erst in den Pollenmutterzellen auftritt. Ob aber in allen Fällen solche Zahlenreductionen in den Pollenmutterzellen sich einstellen, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Eine solche Reduction ist mir bereits fraglich für Convallaria majalis, welche 16 Segmente in den Pollenmutterzellen führt, noch mehr für Muscari neglectum, welches deren 24 aufweist. Eine Re-

1) Zelltheilung und Samenbildung bei Forficula auricularis, Festschrift für A. v. Köllicker, 1887. Sep.-Abdr. p. 8.

2) Die Karyokinese bei den Lepidopteren. Internat. Monatsschrift für Anat. und Hist. Bd. III. 1886. p. 357.

3) Zellen-Studien, 1887. p. 62, 64.

duction der Segmentzahl würde andererseits auch für die Kerne des Eiapparates von Lilium gelten, die nach Guignard nur zwölf Kernfäden führen, während das umgebende Gewebe der Samenknospen deren circa sechzehn in den Kernen aufweist. — Von Interesse schien es mir festzustellen, ob in den generativen Zellkernen weiterhin noch eine Veränderung der Segmentzahl eintritt, bevor dieselben im Spermakern zur Ausübung ihrer geschlechtlichen Function gelangen. Als günstigstes Object für diese Aufgabe stellte sich Chlorophytum Sternbergianum heraus, auf welches, sowie auf Convallaria majalis, des bedeutenden Zeitaufwandes wegen, welchen solche Untersuchungen verursachen, meine Angaben sich beschränken sollen. Vorausgeschickt sei zunächst, dass ich in keinem der bis jetzt untersuchten Fälle gefunden habe, dass die Zahl der Kernfäden in den Pollenmutterzellen beim weiteren Theilungsschritt verringert worden wäre. Das ist somit auch bei Chlorophytum Sternbergianum nicht der Fall. Da die Pollenkörner von Chlorophytum Sternbergianum sehr durchsichtig bleiben, so lässt sich auch die Zahl der Segmente in der Kernplatte, respective besser noch in der Sternform der Tochteranlage, bei der Theilung des progamen Zellkerns in einen vegetativen und einen generativen, unschwer abzählen. Die Zahl beträgt hier ebenfalls zwölf und zeichnen sich die Kernfäden im Verhältniss zu denjenigen in der Pollenmutterzelle, nur durch bedeutend geringere Dicke aus. Die nöthigen Präparate erhält man durch Zerdrücken junger Antheren in Essigsäure-Jodgrün. Die Möglichkeit, die Körner durch Rücken am Deckglas zu rollen, erleichtert sehr die Abzählung der Segmente. Wie ich das früher schon gezeigt habe [1]), erfährt der generative Zellkern im Pollenschlauch, respective schon im Pollenkorn, eine nochmalige Theilung, und

1) Neue Unters. ü. d. Befruchtungsvorgang p. 10, 15.

auch diese galt es daher in Betracht zu ziehen. Aussaaten der Pollenkörner in Zuckerlösungen verschiedener Concentration, mit und ohne Zusatz von Gelatine, ergaben zunächst keine Schlauchbildung, doch stellte sich gleich bei der ersten Aussaat die sehr willkommene Erscheinung der Theilung des generativen Zellkerns innerhalb des Pollenkorns ein. Diese Theilung erfolgte in ca. zehnprocentigen, mit anderthalb Procent Gelatine versetzten Zuckerlösungen, bei Temperaturen von 25° C., im Wärmeschrank, schon nach etwa einer Stunde. Die im hängenden Tropfen kleiner feuchter Kammern ausgesäten Pollenkörner wurden daher nach Ablauf dieser Zeit mit Essigsäure-Jodgrün fixirt und tingirt. Der generative Zellkern theilt sich innerhalb seiner langgestreckten, spindelförmigen Zelle. Diese Zelle liegt der gekrümmten Wandung des Pollenkorns an und dementsprechend zeigt sich auch die Theilungsfigur stark gebogen. Während der Theilung des generativen Zellkerns schwindet die Wandung seiner Zelle, eine Zelltheilung folgt somit der Kerntheilung nicht und wird die Zahl der aus den Spindelfasern hervorgegangenen Verbindungsfäden zwischen den beiden Schwesterkernen nicht vermehrt. In der Kernplatte des Mutterkerns sowohl, als auch in der Sternform der beiden Tochteranlagen, stellt man nun wieder mit Bestimmtheit die Zwölfzahl der Segmente fest; nur hat eine weitere Volumenabnahme derselben stattgefunden. In fünfundzwanzigprocentiger Zuckerlösung gelang es mir später die Pollenkörner, wenn auch spärlich, zum Austreiben ihrer Schläuche zu bewegen. Da zeigte es sich denn, dass normaler Weise die Theilung des generativen Kerns erst im Pollenschlauch erfolgt. Für die Abzählung der Segmente waren die Theilungen im Innern des Pollenkornes aber wesentlich günstiger, weil sie es leicht gestatteten, die erwünschten Ansichten der Theilungsfiguren durch Rollen

der Körner zu gewinnen. — Für Chlorophytum Sternbergianum ist hiermit erwiesen, dass eine weitere Veränderung der Segmentzahl auf diejenige im Mutterkern der Pollenmutterzelle nicht folgt. Nicht anders ist es bei Convallaria majalis. An diese Pflanze mich zu wenden, sah ich besondere Veranlassung wegen der relativ hohen Segmentzahl, die sie in den Pollenmutterzellen führt. Die entsprechenden Untersuchungen bei Convallaria sind freilich mit bedeutenden Schwierigkeiten verbunden und die Abzählung der Segmente war nur in günstigsten Fällen möglich. Ich verfuhr so, dass ich die Bilder zeichnete und die Segmente erst in den Figuren zählte. Auf diese Weise gelang es mir schliesslich doch, für alle Theilungsschritte entscheidende Resultate zu gewinnen. Für die Beobachtung zu brauchen waren nur die in Essigsäure-Jodgrün fixirten und tingirten Präparate, hingegen nicht das stark geschrumpfte Alcohol-Material. Wie bereits erwähnt wurde, führt der Mutterzellkern der Pollenmutterzellen von Convallaria majalis sechzehn Doppelsegmente in der Kernplatte. Sechzehn Segmente sind alsdann auch in den Kernplatten der Tochterkerne abzuzählen. Relativ günstig zeigte sich für die Abzählung die Kernplatte des progamen Zellkerns des jungen Pollenkorns, während die Theilung des generativen Zellkerns besondere Schwierigkeiten der Untersuchung entgegenbrachte. Die Theilung erfolgte innerhalb der Culturen in den leicht zu erzielenden Pollenschläuchen. In zehnprocentiger, mit anderthalb Procent Gelatine versetzter Zuckerlösung, bei Temperaturen von ca. 25° C., werden die Schläuche nach etwa drei Stunden getrieben. Nach Ablauf von sechs Stunden kann man in den mit Essigsäure-Jodgrün fixirten Präparaten alle Theilungsstadien finden. Die Zahl sechzehn bleibt auch hier erhalten, im Pollenschlauch stellt man sie oft noch am besten im lockeren Knäuel der stark gestreckten Kerne fest. Auch

leisten manchmal für die Zählung aus geplatzten Schläuchen hervorgetretene Kerne gute Dienste. Der vegetative Zellkern geht im Pollenschlauch meist voraus, öfters ist er zu einem relativ dünnen, schraubig gewundenen Faden gestreckt.

Dass eine Verschmelzung von Kernfäden wirklich möglich ist, das beweisen vor allem die von Flemming in den Spermatocyten der Salamandra beobachteten Vorgänge [1]). Die zwölf secundären Segmente, welche in die Bildung der Tochterkerne eingehen, erfahren im Diaster-Stadium eine ganz typische Längsspaltung, so dass im Resultat vierundzwanzig Kernfäden den Tochterkern aufbauen. In der nächsten Prophase treten aber wieder nur zwölf Kernfäden auf, so dass eine Verschmelzung von Segmenten nothwendig stattgefunden haben muss. Eine Längsspaltung und hierauf folgende Vereinigung der secundären Segmente in den Tochterkernanlagen geben Ed. van Beneden und A. Neyt [2]) auch für die sich furchenden Eier von Ascaris megalocephala an, doch stellt Boveri [3]) diese Angaben in Abrede.

Auf welche Art die plötzliche Reduction der Segmentzahl in Pollenmutterzellen sich vollzieht, bleibt aufzuklären. Dass sie thatsächlich stattfindet, haben wir gesehen. Die Annahme einer Ausstossung von Kernfäden ist bei Anlage der Pollenmutterzellen ausgeschlossen, so lassen sich eben nur Verschmelzungen annehmen, um die Reduction zu er-

---

1) Neue Beiträge zur Kenntniss der Zellen, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXIX. p. 414, 442.

2) Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaris mégalocephale, Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 3. sér. T. XIV, No. 8, 1887, p. 46.

3) Ueber Differenzirung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala. Anatomischer Anzeiger, Jahrg. II, 1887, p. 689.

lären. Dass aber solche Verschmelzungen bestimmte Zahlen zu ergeben im Stande sind, wird nur bei Berücksichtigung ler regelmässigen Vertheilung der Fäden im Kern, wie sie m nächsten Abschnitt zur Sprache kommen soll, begreiflich. Man könnte sich zum Beispiel vorstellen, dass alle im Innern les Kerns verlaufenden Fäden mit den peripherisch gelegenen sich verbinden und so die zuvor gegebene Zahl der Kern-äden auf diejenige der peripherischen reducirt werde.

Eine Verschmelzung der Kernfäden, freilich in ganz anlerer Art wie die bisher entwickelten, stellt sich bei Ausildung der Spermatozoen der Gefässkryptogamen und der löheren Thiere ein. In dem schraubig gewundenen Körper ler Spermatozoen der Gefässkryptogamen, in dem Kopf ler Spermatozoen höherer Thiere sind die einzelnen Kern-äden, die diesen Gebilden den Ursprung geben, nicht mehr zu unterscheiden. Auch mit Reagentien gelingt eine Zeregung des Spermatozoen-Körpers in Kernfäden nicht; eine Sonderung in solche erfolgt dann aber trotzdem wieder, in lem natürlichen Verlauf der Entwicklung, innerhalb des Spermakerns vor der Befruchtung.

Auffallende Erscheinungen, die mit einer Reduction der Masse, doch einer Zunahme der Zahl der Segmente verbunden sind, werden von Boveri in den Furchungskugeln von Ascaris megalocephala beschrieben [1]). Die Furchungsspindel les Eies führt vier Schleifen und solche erhalten auch, nach erfolgter Längsspaltung, die Tochterkerne. Doch nur in einem Tochterkerne sollen sich nach dem ersten, respective dem zweiten Theilungsschritt die vier Kernfäden erhalten, in dem andern zerfallen sie während der Prophase in eine grosse Anzahl von isolirten Körnern. „Nur die central gelegenen

1) Ebendas. p. 690 ff.

kleineren Körnchen, welche bei weitem den geringeren Theil der chromatischen Substanz enthalten, verbleiben dem Kern", die peripherischen, grösseren, werden ausgestossen und schliesslich aufgelöst. Aus den centralen Körnchen entsteht die Kernplatte, mit über 60 Segmenten, die nach der Theilung sehr wenig färbbare Tochterkerne liefern. Diese Kerne theilen sich mit der gleichen Zahl kleiner Segmente fort. Es findet sich somit in der Blastula nur eine Zelle, welche die vier Kernfäden in der ursprünglichen Form weiterführt.

Alle diese Möglichkeiten einer Aenderung der Segmentzahl, sowie auch zeitweiliger Verschmelzung der Kernfäden innerhalb der Spermatozoen, führen mich dazu, den einzelnen Abschnitten des Kernfadens nur eine relative Selbständigkeit zu vindiciren. — In der That haben alle neueren Untersuchungen, wenn wir von der temporären Verschmelzung im Spermatozoen-Körper absehen, eine grosse Selbständigkeit der Kernfäden ergeben, doch ist diese in der Erhaltung des Kernfadens selbst, nicht in der Zahl seiner einzelnen Abschnitte begründet. Dieser Zahl als solche möchte ich hingegen nur eine untergeordnetere Bedeutung beilegen, die vielleicht zur Mechanik des Theilungsvorgangs in Beziehung stehen dürfte. Nächst verwandte Gebilde, wie die so überaus gleichen Pollenkörner der Liliaceen, können in der Zahl der Kernfäden weit von einander abweichen, und Boveri selbst findet in den Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala nur zwei, in denjenigen von Ascaris lumbricoides 24 Segmente. Auch fand ich gelegentlich selbst in den Pollenmutterzellen von Chlorophytum Sternbergianum 14 statt 12 Kernfäden, ohne dass dadurch die sonstigen Entwicklungsverhältnisse beeinträchtigt worden wären. Die für verschiedene Fälle erwiesene Constanz der Zahl der Kernfäden in den Geschlechtsproducten hat aber wohl die Bedeutung eines

auf diesem Wege besonders leicht herzustellenden constanten Verhältnisses, respective einer Gleichheit der bei der Befruchtung zu vereinigenden Kernfaden-Mengen.

Wir haben vorhin bei Besprechung der Vereinigung von Kernfäden gleichzeitig schon auf Angaben über eine zweite Längsspaltung derselben innerhalb der Tochterkernanlagen hinweisen müssen. Die Bedeutung dieser Längsspaltung des secundären Segments ist noch räthselhaft. Eine principielle Wichtigkeit kann ihr nicht zukommen, da Flemming feststellte, dass sie in den Spermatocyten von Salamandra nur bei derjenigen Theilungsform vorkommt, die er als heterotypisch bezeichnete, während sie bei der homöotypischen Theilungsform unterbleibt [1]). — Angaben über Längsspaltung secundärer Segmente im Pflanzenreich sind nur spärlich vertreten. So bemerkt Heuser am Schlusse seiner „Beobachtungen über Zelltheilung" [2]), es sei ihm in den Pollenmutterzellen von Tradescantia virginica ein Fall bekannt geworden, der bedeutend von den andern Vorgängen der Kerntheilung abweicht und zugleich zeigt, dass die Resultate dieser Vorgänge nicht ohne weiteres verallgemeinert werden können. In den Pollenmutterzellen von Tradescantia virginica seien die Elemente „in der Sternform" aussergewöhnlich lang und reichten von Pol zu Pol. Ihre eigentliche Theilung werde nicht durch Längsspaltung, sondern durch Quertheilung in der Nähe des Aequators besorgt, dann erst, also nach der Anlage der Tochterkerne, erfolge die Längsspaltung der Tochterstrahlen. — Dass eine Längsspaltung der primären Segmente der Kernplatte auch in den Pollenmutterzellen von Tradescantia virginica erfolgt, ist bereits von Guignard [3])

1) Vergl. Flemming, Neue Beiträge p. 400, 442.

2) Bot. Centralblatt 1884, Bd. XVII, p. 154.

3) Nouvelles recherches p. 358.

festgestellt worden; derselbe erwähnt hingegen einer Längsspaltung der secundären Segmente in den Tochteranlagen nicht. Eine andere Angabe über Längsspaltung der Tochtersegmente rührt von Juranyi[1]) her. Er schildert und bildet dieselbe für die Tochterkerne in den Pollenmutterzellen von Ceratozamia longifolia ab. Auch will Carnoy[2]) drei Figuren mit Längsspaltung der secundären Segmente im Scheitel des Embryosackes von Paris quadrifolia und eine solche Figur bei Majanthemum bifolium gesehen haben, ebenso giebt er an, dass ihm in einem Querschnitt des Perianths von Lilium *candidum* zwei *„couronnes polaires“ begegnet seien, gebildet* aus nur wenigen Stäbchen, deren einige den Beginn einer Längsspaltung aufwiesen. Alle diese für Pflanzen gemachten Angaben bedürfen noch der Bestätigung.

Ein einziger Kernfaden ist sicher in den Kernen der Speicheldrüsen und anderer Organe der Chironymuslarve nachgewiesen[3]). Dieser Faden ist vielfach gewunden und steckt mit seinen beiden Enden entweder in einem einzigen oder in zwei Kernkörperchen. Dass dieser Befund bei Chironymus nicht mehr dazu verwerthet werden kann, um das Vorhandensein eines einzigen Kernfadens, auch in anderen Zellkernen zu stützen, ist nach dem Vorausgeschickten klar.

1) Beobachtungen über Kerntheilung, aus den Sitzungsber. der ungarischen Acad. d. Wiss., 1882, p. 70. Abbildungen G. u. G'. p. 72.

2) La Cytodiérèse chez les Arthropodes, in la Cellule, 1884. Bd. I, p. 332.

3) Balbiani, Zool. Anzeiger 1881, No. 99, 100. Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung p. 111.

V. Das lockere Knäuelstadium und das Polfeld.

„Die Stränge in den ruhenden Kernen der Spermatocyten von Salamandra sind", schreibt Flemming[1]), „zu einer Stelle am Kernumfang, dem Rabl'schen Polfeld, in der Weise orientirt, welche Rabl als allgemeines Gesetz für den Kern sowie für die Knäuelstadien ermittelt hat. An dem Polfeld der Tochterknäuel ist zuweilen, aber nicht durchgehend, die bekannte Einbuchtung der Figur zu finden, welche bei andern Zellenarten weit auffallender und lange bekannt, von Heuser und Rabl besonders hervorgehoben und durch die Entdeckung des letzteren Forschers wichtig geworden ist, als Ausdruck dafür, dass hier auch für die folgende Ruhepause des Kerns die Polstelle prädestinirt werden wird[2])."

Was Rabl selbst anbetrifft, der auf das Polfeld zuerst aufmerksam gemacht hat[3]), so schildert er dasselbe als eine Stelle am Kernumfang, nach welcher im Knäuelstadium der Mutter- wie der Tochterkerne die Schleifen der Kernfäden gerichtet sind. Während der ersten Veränderungen, die sich in denjenigen Kernen abspielen, die sich theilen sollen, macht sich bereits eine Neigung der Fäden geltend, quer

1) Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX, p. 403.

2) Ebendas. p. 428.

3) l. c. p. 225 ff.

zur Längsaxe zu verlaufen. Die Fäden werden dicker, nehmen Tinctionsmittel begieriger auf und der Kern tritt in das Stadium des dichten Knäuels ein. An der einen Kernseite wird jetzt das Polfeld deutlich sichtbar. Diese Kernseite bezeichnet Rabl als Polseite des Kerns, die entgegengesetzte als Gegenpolseite. Rabl findet, dass zahlreiche Fäden von der Gegenpolseite kommend, an der Polseite in die Nähe des Polfeldes oder in dieses selbst reichen, schleifenförmig dort umbiegen und dann wieder in vielen kleinen, unregelmässigen Windungen in die Nähe ihres Ausgangspunktes zurückkehren. Meistens halten sich diese Fäden in ihrem ganzen Verlauf dicht an der Oberfläche oder ziehen auch, wiewohl selten, nachdem sie im Polfeld eine Schlinge gebildet haben, durch den Binnenraum des Kerns zur Gegenpolseite zurück. Andere Fäden, deren Zahl übrigens immer eine kleinere ist, ziehen gleichfalls von der Gegenpolseite kommend, quer durch die Kernhöhle, zum Polfeld, bilden hier gleichfalls eine Schlinge und benutzen wieder die Kernhöhle zum Rückweg. An der Gegenpolseite sind die Fäden meist quer zur Längsaxe des Kerns gerichtet, dort sind auch Unterbrechungen der Fäden zu constatiren. Noch klarer wird die geschilderte Anordnung der Kernfäden im Stadium des lockeren Knäuels.

Das Polfeld, durch die von Rabl geschilderte Anordnung der Kernfäden bedingt, ist auch bei den Pflanzen vorhanden. Wir wollen dasselbe an den Zellkernen aus dem Wandbeleg des Embryosackes und aus dem jungen Endosperm von Fritillaria imperialis zunächst in's Auge fassen. Diese Zellkerne spielen, ihrer bedeutenden Grösse wegen, für das Pflanzenreich annähernd dieselbe Rolle, wie die Urodelen-Kerne für das Thierreich. Zu erkennen ist das Polfeld auch bei Fritillaria deutlich erst, wenn der Zellkern in das lockere Knäuelstadium tritt, wenn seine Fäden sich wesentlich verkürzt und

verdickt haben, ihr Verlauf sich vereinfacht hat. Die Fig. 2, Taf. II führt uns das Polfeld in etwas schräger Lage, die Fig. 3 in genau polarer Ansicht vor. In beiden Figuren sind nur die nächst der Kern-Oberfläche verlaufenden Fäden gezeichnet, dieselben wurden durch entsprechende Veränderung der Einstellung bis zu mittlerer Höhe des Zellkerns verfolgt. In beiden Figuren ist das Polfeld aus der Anordnung der Fäden unschwer zu erkennen. Einen grössereu freien Raum stellt es hier nicht vor. Die Fäden biegen sich am Polfeld schleifenförmig um und laufen in geschlängelter Bahn der Gegenpolseite zu. Dies geschieht entweder längs der Kernwandung, oder frei durch die Kernhöhle, auch wohl zum Theil in der einen, zum Theil in der andern Weise. Zellkerne, die dem Beobachter ihr Polfeld zukehren, sind im optischen Durchschnitt besonders charakteristisch, weil sie von vertical verlaufenden Fäden durchsetzt erscheinen. Solche Zellkerne müssen im Endosperm aufgesucht werden, weil dort allein die Theilungen nach allen Richtungen des Raumes hin erfolgen, während im Wandbeleg des Embryosackes alle Theilungsebenen senkrecht zur Oberfläche gerichtet sind. In den freigelegten Wandbelegen werden uns somit nur Seitenansichten der Zellkerne vorliegen. Die Polseite und die Gegenpolseite lassen sich an diesen Zellkernen aber meist schon an der verschieden starken Vorwölbung erkennen. Die Gegenpolseite springt für gewöhnlich stärker vor. Dies ist auch an dem in Figur 4, Taf. I dargestellten Zellkern zu sehen, der dem jungen Endosperm entnommen ist. Nur die oberflächlich verlaufenden Fäden sind auch in diesem Bilde gezeichnet. Man kann deutlich den queren Verlauf dieser Fäden verfolgen und vielfach ihr Umbiegen an der Polseite constatiren. Der quere Verlauf der Fäden wird meist noch auffälliger an solchen Kernen des Wandbelegs, die senkrecht

zur letzten Theilungsebene stark abgeflacht, in der Ebene des Wandbelegs stark gestreckt sind (Taf. II, Fig. 5). Er zeigt sich am schärfsten bei Einstellung auf dem optischen *Durchschnitt*, weil der Verlauf der die Kernhöhle durchsetzenden Fäden viel geradliniger als der peripherischen ist. An der Gegenpolseite lässt sich nur wenig Regelmässigkeit in der Anordnung der Fäden erkennen. Ein querer Verlauf der Fäden wird dort nur in stark gestreckten Kernen einigermaassen deutlich; in mehr abgerundeten Kernen ist er dort eher radial. Freie Endigungen der Fäden findet man an der Gegenpolseite viel häufiger als an den Seiten; viele Fäden endigen im Innern des Kerns, wo sie sich mit ihren Enden anderen Fäden anlegen.

Relativ leichter als in den reichfädigen Fritillaria-Kernen ist der Fadenverlauf in den Tochterkernen der Pollenmutterzellen von Lilium-Arten zu überblicken. Besonders lehrreich werden die mit Eau de Javelle bis zu dem erwünschten Grade behandelten Kerne (Taf. II, Fig. 23a und b). Wie schon berührt wurde, gehen diese Kerne bei ihrer Ausbildung nicht über das dichte Knäuelstadium hinaus und wird dieses Stadium der Ausgangspunkt für die nächste Prophase. Die zwölf Kernfäden dieser Kerne bilden Schleifen an dem deutlich markirten Polfeld (Fig. 23a), laufen, sich hin und her krümmend, an den Seitenwänden oder durch die Kernhöhle nach der Gegenpolseite (Fig. 23b), folgen dieser eine Zeitlang und endigen an derselben, oder krümmen sich, wie der Mehrzahl nach, wieder in die Kernhöhle ein, um dort ihre Enden an einen andern Faden anzulegen.

Ich könnte die Beispiele hier vermehren, doch mögen die angeführten genügen. Es wiederholt sich die Erscheinung, mit mehr oder weniger deutlicher Ausprägung auch in anderen pflanzlichen Zellkernen.

Die Ursache, welche die Ausbildung des Polfeldes und die bestimmte Anordnung der Kernfäden bedingt, ist eben eine allgemeine und wird durch den Verlauf der mitotischen Theilung unmittelbar veranlasst. Ganz allgemein sieht man, in pflanzlichen wie in thierischen Geweben, die secundären Segmente sich zu Beginn der Anaphase mit schleifenförmig umgebogenen Enden nach den Polen hin bewegen. Die Spindelfasern pflegen polwärts zu convergiren, und da die secundären Segmente ihnen folgen, so hat das eine gegenseitige Annäherung derselben zur Folge (Taf. II, Fig. 9, 10, 11). Dieses Zusammenrücken der polwärts gerichteten Schleifen ruft ein Auseinanderspreizen der freien, äquatorialen Schenkel der peripherisch gelegenen Segmente hervor, wodurch die bekannten sternförmigen Figuren entstehen, die das Diasterstadium charakterisiren. Bei Fritillaria imperialis ist der eine Schenkel der schleifenförmigen Segmente relativ lang, und da die Segmente am Pol stark convergiren, so spreizen ihre langen Schenkel auch weit auseinander und bilden so sehr weite Diaster. Die ganze Figur gewinnt in Folge dessen, mit vorausgehenden Stadien verglichen, nicht unwesentlich an Breite. Dabei ist zu constatiren, dass die auseinanderspreizenden Schenkel der peripherischen Segmente sich von den Spindelfasern nicht trennen, sie vielmehr mit nach aussen ziehen und eine stark bogenförmige Krümmung derselben veranlassen. Das Polfeld wird bei Fritillaria, wie aus dem Gesagten zum Theil schon folgt, relativ schmal angelegt, nimmt aber an Durchmesser zu, sobald die Spindelenden schwinden (Taf. II, Fig. 11, 12, 13 u. 14). Die Umbiegungsstellen der Schleifen rücken dann wieder auseinander, die Schenkelenden zusammen, der Verlauf der Kernfäden wird ein weniger divergenter. Die Umbiegungsstellen der Kernfäden haben gleichzeitig aber eine Verschiebung erfahren,

so dass die beiden Schenkel jeder Schleife annähernd gleich lang sind. Das Alles hat ein Schmäler- und Kürzerwerden der Tochterkernanlagen zur Folge (Taf. II, Fig. 12, 13) und entsprechend nimmt auch die von den Spindelfasern als Verbindungsfäden gebildete Figur wieder an Breite ab (vgl. Fig. 10 u. 13). Wenn die Spindel nicht so spitz, oder die Zahl der Segmente nicht so gross ist wie bei Fritillaria so bleibt auch ein merkliches Auseinanderspreizen der Segmente im Diasterstadium aus, und das Polfeld wird gleich in seiner definitiven Breite angelegt. Bei Fritillaria bildet sich für gewöhnlich während der Annäherung der Segmentschleifen an die Spindelpole eine polare Depression an der Kernfigur aus. Heuser[1]) hat dieselbe geschildert und giebt den optischen Durchschnitt des Zellkerns auf diesem Stadium als nierenförmig an. Die Entstehung dieser polaren Depression ist leicht zu begreifen, sie wird stets sich ausbilden, wenn die randständigen Segmente der Anlage, den centralen in ihrer Bewegung vorauseilen. Es leuchtet aber ein, dass ein Vorauseilen der randständigen Segmente durch deren freie Lage begünstigt wird. Bei starker Convergenz der Spindelfasern werden sich die Segmente, bevor sie ihr Ziel erreichen, in ihrer Bewegung hindern, diese Behinderung wird aber die inneren Segmente zunächst treffen müssen. Daher kehrt die polare Depression als häufige Erscheinung bei zahlreichen Zellkernen wieder und wird von Retzius[2]), Flemming[3]) und Rabl[4]) auch für die Zellkerne der Urodelen angegeben. —

1) l. c. p. 89.

2) Studien über die Zellentheilung. Biol. Unters. herausgegeben von G. Retzius, 1881.

3) Zuletzt, Neue Beiträge p. 423.

4) l. c. p. 281.

Eine tiefere Bedeutung kann ich aber, wie aus dem vorausgeschickten folgt, *dieser polaren Einbuchtung oder Delle nicht beilegen und unterliegt es nicht dem geringsten Zweifel, dass sie bei Fritillaria auch ausbleiben kann. Ebenso giebt* G u i g n a r d an, dass viele *Zellkerne* dieser *polaren* Einbuchtung entbehren [1]). Ja, das Polfeld kann sogar zunächst kegelförmig vorspringen, so in den Tochterkernanlagen innerhalb der protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke von Galanthus nivalis [2]) und Leucojum aestivum. Letztere Erscheinung wird dadurch veranlasst, dass die auf ihrer Ursprungsseite verbliebenen secundären Segmente, den von der entgegengesetzten Seite der Kernplatte herüberkommenden in ihrer Bewegung nach den Spindelpolen vorauseilen.

Das Polfeld bildet gewissermassen den fixen Punkt in dem Aufbau des Kernes, an welchem die zwischen dem Knäuelstadium der Anaphase und dem Knäuelstadium der Prophase liegenden Differenzirungsvorgänge ihre Stütze finden. Die Ansatzpunkte der Umbiegungsstellen der Kernfäden an der Kernwandung des Polfeldes werden jedenfalls während der weiteren Streckung, Krümmung und Verschränkung der Kernfäden am wenigsten verschoben. Bei der Verkürzung der Kernfäden in der nächsten Prophase finden sich dieselben schliesslich in der Lage der vorausgegangenen Anaphase annähernd wieder ein.

Nichts desto weniger lässt sich bei Pflanzen auch noch ein anderes Verhalten der Kernfäden beim Uebergang aus dem dichten in das lockere Knäuelstadium beobachten, wenn auch dieses Verhalten auf bestimmte Fälle eingeschränkt

1) Nouvelles recherches p. 332.

2) Vergl. die Figuren 52 bis 54 Taf. II in den Controversen.

bleibt. Man findet es vor Allem in den Mutterkernen der Pollenmutterzellen und soll es für diese hier geschildert werden. Es ist durch weitgehende Sonderung der Kernfäden, frühzeitige Längsspaltung derselben und Vertheilung der Segmentpaare an die Kernwandung charakterisirt. Die Kernfäden benutzen die Kernwandung als Stütze, um ihre Windungen aus dem dichten Knäuel hervorzuziehen (Taf. III, Fig. 35). Dieser Vorgang ist mit einer fortschreitenden Verkürzung und Verdickung der Fäden verbunden. Dieselben trennen sich schliesslich völlig von einander und haften nur noch der Kernwandung an. Schon frühzeitig, mit beginnender Verkürzung der Kernfäden, findet die Längsspaltung derselben statt, so dass es Segment p a a r e sind, die man an der Kernwandung sieht. Die Orientirung dieser Segmentpaare scheint auf den ersten Blick völlig regellos zu sein, thatsächlich sind dieselben aber in ziemlich gleichen Abständen, mit Freilassung des Polfeldes, vertheilt. Dies fällt bei Lilium weniger als etwa bei Helleborus foetidus auf, wo die an den Seiten des Zellkernes vertheilten Segmentpaare deutlich nach dem Polfeld zu gerichtet sind (Taf. III, Fig. 36a). Die übrigen Segmentpaare liegen an der Gegenpolseite (Fig. 36b), oder dieser genähert, wodurch eine gleichmässige Vertheilung an der Kernwandung erreicht wird. Das Kernkörperchen, das im dichten Knäuelstadium des Mutterkerns durch seine excentrische Lage ausgezeichnet ist, bleibt entweder an der Kernwandung haften oder hängt einem Segmentpaare an. Eingehendes Studium des dichten Knäuelstadiums lehrt, dass die Lage des Kernkörperchen hier durch das Polfeld bestimmt wird. Die excentrische Lage der Kernkörperchen ist für den Mutterkern aller Pollen- und Sporenmutterzellen charakteristisch [1]) und ich glaube jetzt annehmen zu können, dass

1) Vgl. über den Theilungsvorgang der Zellkerne p. 26.

es stets das Polfeld ist, gegen welches, als an die freieste Stelle, das Kernkörperchen im dichten Knäuelstadium gedrängt wird. Bei Helleborus foetidus lässt sich Aehnliches auch in den Tochterkernen feststellen. Im Gegensatz zu den Monocotylen bildet Helleborus auch in den Tochterkernen je ein Kernkörperchen aus. Dieses entsteht im Innern des Tochterknäuels, wandert aber dann meist, während dieser dünnfädiger wird, in die dem Polfeld entsprechende Lage ein (Taf. III, Fig. 37). Man hat alsdann durchaus das nämliche Bild wie im dichten Knäuelstadium des Mutterkerns vor Augen und jeder Zweifel schwindet an der Richtigkeit der dort vollzogenen Ortsbestimmung. Eben so sicher wird es jetzt aber auch, dass es sich in allen diesen excentrischen Gebilden, welche die Sporen- und Pollenmutterzellen aufweisen, um wirkliche Kernkörperchen handelt, und ich gebe meine frühere entgegengesetzte Ansicht [1]) hiermit auf. Wie im Mutterkern so wird auch in den Tochterkernen der Pollenmutterzellen von Helleborus foetidus das Kernkörperchen durch Methyl- oder Jodgrün kaum tingirt und setzt nach dieser Behandlung als farbloses, stark lichtbrechendes Gebilde gegen den intensiv tingirten, dichten Fadenknäuel ab. — Ein gleicher Gang der Prophase wie der eben geschilderte, ist von Guignard [2]) auch für den primären Zellkern im Embryosack von Lilium nachgewiesen worden, ich konnte mich von dem nämlichen Verhalten im Zellkern des Archespors (Embryosackmutterzelle) von Allium fistulosum, von Orchideen und von Helleborus foetidus überzeugen. Hiernach könnte es scheinen,

---

1) Controversen p. 27. Gegen diese Ansicht waren bereits Bedenken von Guignard, Nouv. rech. p. 352, und Zacharias, Bot. Ztg. 1885, p. 281, ausgesprochen worden.

2) Nouvelles recherches p. 321, Taf. 15, Fig. 4.

als wenn diese Differenzirungsart für gewisse generative Zellkernarten charakteristisch sei. Dem ist aber nicht so, denn die Beobachtung lehrt, dass schon beim zweiten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen die Vorgänge sich bedeutend den von mir zuvor im Endosperm und im Wandbeleg der Embryosäcke beschriebenen nähern [1]. So auch spielt sich in den aus dem primären Embryosackkerne von Lilium hervorgegangenen Tochterkernen die Ausbildung des lockeren Knäuelstadiums ohne gleichzeitige Längsspaltung der Kernfäden ab [2]. Es macht hingegen den Eindruck, als wenn diese Art des Verhaltens im lockeren Knäuelstadium durch eine bevorzugte Ernährung der betreffenden Kerne, die sich zunächst meist in einer starken Grössenzunahme derselben äussert, veranlasst wäre.

1) Vgl. meine Figuren 85 bis 88 Taf. II, in den Controversen.

2) Vgl. Guignard, Nouvelles recherches, Taf. 15, Fig. 16 bis 18.

VI. Umlagerung der Kernfäden zur Bildung der Kernplatte.

Den Angaben von Rabl zufolge geht durch das Polfeld der Prophase die Theilungsaxe. Der eine Pol der Theilungsfigur käme so an Stelle dieses Polfeldes, der andere an der Gegenpolseite zu liegen. Die Polseite und Gegenpolseite des Kerns würden auf diese Weise die zwei gegenüberliegenden Polfelder liefern [1]). Das gilt für die von Rabl untersuchten Salamanderkerne und ist auch thatsächlich bei Pflanzen zu beobachten. Viel häufiger ist aber bei letzteren eine andere Umlagerung der Segmente, die es mit sich bringt, dass die Theilungsaxe, das heisst diejenige Axe, welche die beiden Pole der Theilungsfigur verbindet, parallel dem Polfeld zu stehen kommt. Ich gebe die Schilderung dieser Umlagerung der Kernfäden für Fritillaria und füge hinzu, dass ich dieselbe übereinstimmend für eine grosse Zahl untersuchter Pflanzen gefunden habe. Die Bilder, welche die Uebergänge des lockeren Knäuelstadiums in die Kernplatte vorführen, sind nur bei rein seitlicher Lage der Zellkerne gut zu erkennen. Wie schon hervorgehoben wurde, sieht man im Knäuelstadium die Kernfäden quer durch den Kern von der Polseite zur Gegenpolseite verlaufen (Taf. II, Fig. 4, 5). In

1) l. c. p. 242.

diesem Stadium werden die Kernkörperchen aufgelöst, alsbald schwindet auch die Kernwandung und nun beginnt eine Bewegung der Kernfäden in solcher Art, dass sie bald an der Gegenpolseite auseinanderspreizen. Dadurch entstehen fächerförmige Figuren, wie solche auch von mir[1]), Heuser[2]) und Guignard[3]) früher schon abgebildet worden sind. Bald beginnen sich die Umbiegungsstellen der Kernfäden von dem Polfeld zu entfernen (Taf. II, Fig. 6) und der späteren Aequatorialebene entsprechend zu orientiren (Fig. 7). Dabei greifen diese Umbiegungsstellen, zunächst noch unregelmässig zwischen einander, aus der einen Kernhälfte hinüber in die andere. Die Umbiegungsstellen an den Kernfäden werden verschoben, so dass die Schleifen wieder ungleichschenklig erscheinen, damit vollzieht sich umgekehrt derselbe Vorgang, der sich bei Ausbildung des Knäuelstadiums abspielte. Die längeren Schenkel der Schleifen strecken sich in der Richtung der Pole; ihre freien Enden werden zugleich aus dem Knäuel hervorgezogen und deutlich sichtbar (Taf. II, Fig. 7). Eine *Segmentirung der Kernfäden findet hierbei nicht statt.* Dieser Zustand führt zu demjenigen der fädigen Kernplatte herüber durch Zwischenstadien, wie sie durch meine früheren Figuren 80 bis 84 und 103 bis 105 der Abhandlung „über den Theilungsvorgang der Zellkerne“ und der Figuren 5 bis 7 der „Controversen“ vorgeführt werden. Während dieser Umlagerung der Kernfäden findet gleichzeitig eine Verkürzung und Verdickung derselben statt. Die Umbiegungsstellen kommen schliesslich annähernd genau in der Aequatorialebene zu liegen. Dieser

1) Vergl. Fig. 100, 101 und 102, Taf. II in „Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne“.

2) Vergl. Fig. 9 l. c.

3) Nouvelles recherches Taf. 17, Fig. 44. Erwähnt auch im Text p. 346.

Modus der Umlagerung, bei welchem die Theilungsaxe sich parallel dem Polfelde stellt, bedingt aber nicht nothwendigerweise eine rechtwinklige Schneidung der aufeinanderfolgenden Theilungsebenen. Es ist dies aus Heuser's Figur 13 b (l. c.) und meiner Figur I der Controversen deutlich zu ersehen, in welchen die Orientirung der verschiedenen Theilungsebenen sehr unbestimmt erscheint. Es lässt sich aus den genannten Bildern, namentlich aus meinem Bilde, das eine grosse Zahl von Theilungsphasen in natürlicher Lage vorführt, meist nicht einmal erkennen, welche Kernpaare als Schwesterkerne eines vorangegangenen Theilungsschrittes zu einander gehören. Die Theilungsaxen je zwei solcher Schwesterkerne müssten parallel stehen, was aber nur ausnahmsweise der Fall ist. Es erfolgen eben Drehungen der Kerne während der Ruhezeit, und so auch im Theilungsstadium, durch welche sie aus der ursprünglichen Lage gebracht werden. Was für unsere, dem protoplasmatischen Wandbelege des Embryosacks entnommenen Bilder gilt, gilt nicht weniger auch für die geschlossenen Gewebe, so dass auch da die Theilungsrichtung durch später wirkende Ursachen, nicht durch die letzte Theilungsebene bestimmt wird. Falls zwei Schwesterkerne wirklich ihre ursprüngliche Lage unverändert beibehalten haben, kehren sie einander im Fächerstadium die divergirenden Strahlen zu und beweisen so nochmals, dass die Divergenz der Strahlen nach der früheren Gegenpolseite gerichtet ist. — Wie schon gesagt wurde, ist die Umlagerung der Kernfäden parallel dem Polfelde die für Pflanzen gewöhnliche Erscheinung, eine Umlagerung senkrecht zum Polfelde aber ebenfalls möglich. Sie kommt oft neben der ersten unter den nämlichen Verhältnissen vor, steht ihr nach, oder kann auch überwiegen. Bei Fritillaria ist sie, so weit meine Erfahrungen reichen, nur äusserst selten

zu beobachten; besonders häufig trat sie mir im Wandbeleg des Embryosacks von Hyacinthus orientalis entgegen. Das lockere Knäuelstadium zeigte auch hier einen queren Verlauf der Fäden und liess Polfeld und Gegenpolseite leicht unterscheiden: die Umlagerung, die zur Bildung der Kernplatte führen sollte, erfolgte aber meist nicht fächerartig, vielmehr mit Erhaltung der queren Anordnung der Fäden. Nach Auflösung der Kernwandung sieht man in solchen Fällen (Taf. III, Fig. 31, 32) eine Anzahl von Kernfäden am Polfelde hervortreten und sich rechtwinklich zu demselben strecken. So entsteht die eine Hälfte der Kernplatte, während die andere von den in ihrer ursprünglichen Lage annähernd verbleibenden Fäden gebildet wird. Während dieser Umlagerung verschiebt sich auch hier die Umbiegungsstelle an den Kernfäden, so dass sie sehr ungleiche Schenkel erhalten. Die neue Kernplatte kommt hier somit dem ursprünglichen Polfelde parallel zu liegen. Solche Kernplatten sind zunächst an ihren beiden Seiten sehr ungleich reich an Segmenten (Fig. 31, 32), doch pflegen sich diese Unterschiede durch Herüberwandern weiterer Segmente schliesslich mehr oder weniger auszugleichen. Es können solche Kernplatten aber auch dauernd verschieden an ihren beiden Seiten bleiben und ist dann stets die ursprüngliche Gegenpolseite die bebevorzugte. Diese Ungleichheit in der Zahl der Segmente zu beiden Seiten der Kernplatte war für Hyacinthus orientalis schon Heuser[1]) aufgefallen; ich selbst[2]) gab sie für den Wandbeleg der Embryosäcke von Galanthus nivalis an, wo sie die gleiche Ursache hat. Da eine Längsspaltung der Segmente weiterhin erfolgt und deren Hälften sich auf die

---

1) l. c. p. 118.
2) Controversen, p. 23.

beiden Tochterkernanlagen vertheilen, so erhalten letztere im Resultat doch die gleiche Anzahl von secundären Segmenten.

Wo, wie im Mutterkern der Sporen- und Pollenmutterzellen, das lockere Knäuelstadium durch eine völlige Trennung der stark verkürzten und bereits gespaltenen Segmente charakterisirt ist, da kann die Umlagerung zur Kernplatte nicht anders als mit Hülfe der Spindelfasern erfolgen. Die Segmente finden an einander keine Stütze mehr, um richtende Bewegungen auszuführen, und gewinnen diese erst an den auftretenden Spindelfasern. Durch das in die Kernhöhle eindringende Cytoplasma werden sie nur mehr oder weniger, doch ohne nachweisbare Ordnung, nach dem Innern der ursprünglichen Kernhöhle zusammengeschoben.

Zwischen den Extremen, wie sie durch den letzt berührten Fall und die zuvor behandelten geschaffen werden, vermitteln die Vorgänge, wie sie sich beim zweiten Theilungsschritt in Pollenmutterzellen beobachten lassen. Bei Fritillaria, Lilium, Chlorophytum, Convallaria oder Allium sieht man das lockere Knäuelstadium durch mehr oder weniger ausgeprägte Fächerformen in äquatoriale Anordnungen übergehen. Dann verkürzen sich die Fäden stark und ziehen sich auf die Aequatorialebene zurück, wo sie völlig getrennt von einander erscheinen [1]). Diese Bewegung nach der Aequatorialebene, sowie die Anordnung zur Kernplatte vollzieht sich bereits mit Hülfe der Spindelfasern. Im Resultat bilden die Kernfäden dann eine kranzförmige Figur, in der die gesonderten Segmente leicht abzuzählen sind, und erfahren dann erst die Längsspaltung [2]). In den Pollenmutterzellen

1) Vergl. Controversen, Taf. II, Fig. 85 bis 89.

2) Ebendas. Fig. 90, 91.

der Dicotylen vollzieht sich beim zweiten Theilungsschritt die auffällige Sonderung der Kernfäden noch früher, wodurch eine weitere Annäherung an die Vorgänge, die sich beim ersten Theilungsschritt im Mutterkern abspielen, geschaffen wird.

Ob mit den aufgezählten Beispielen die Mannigfaltigkeit in dem Gang der Prophasen für die höheren Pflanzen erschöpft ist, muss freilich dahingestellt bleiben. Weitere Untersuchungen werden uns darüber belehren. Dass bei niederen Pflanzen Abweichungen mancher Art noch zu erwarten sind. das zeigte uns bereits das Beispiel von Spirogyra.

Von Interesse schien es mir, zu untersuchen, in welcher Weise bei Chlorophytum Sternbergianum im Entwicklungsgang der Pollenkerne die Prophasen der aufeinanderfolgenden Theilungsschritte sich verhalten. Auf die Prophase in dem Mutterkern der Pollenmutterzellen, welche mit der auffälligen Verkürzung und Trennung der Kernfäden, ihrer Vertheilung an der Kernwandung und frühzeitigen Längsspaltung verbunden ist, folgt in den Tochterkernen eine Prophase, welche die Kernfäden ebenfalls auffällig gesondert, doch bis in das Stadium der Kernplatte hinein ungespalten zeigt. Die Prophase des *progamen Zellkerns im jungen Pollenkorn* verhält sich im Wesentlichen so wie diejenige der eben geschilderten Tochterkerne; in dem langgestreckten generativen Zellkern lässt sich endlich eine typische fächerförmige Umlagerung der Kernfäden beobachten und die Bildung einer doppelt zusammengesetzten Kernplatte, mit je sechs zunächst ungespaltenen Segmenten auf jeder Seite. — Im Wesentlichen übereinstimmend fand ich die Prophasen in den aufeinander folgenden Theilungsschritten auch für die Pollenkerne von Convallaria majalis.

VII. Ursprung der Kernspindel und Ausbildung der Kernplatte.

Um die von mir gebrauchten Termini den Flemming'schen noch mehr zu nähern und die Einheit in der Bezeichnung übereinstimmender Vorgänge der Kern- und Zelltheilung in beiden organischen Reichen meinerseits nach Kräften zu fördern, will ich in Folgendem, wie Flemming[1]), unter Kernspindel nur den aus Spindelfasern bestehenden Abschnitt der Theilungsfigur verstehen. Ich gebe zugleich gerne zu, dass diese Einschränkung der Bezeichnung sich auch als sachlich geboten in mancher Beziehung begründen lässt. Die Kernspindel führt in der Aequatorialebene die Kernplatte. Diese entspricht dem Flemming'schen Mutterstern und der Aequatorialplatte anderer Autoren. Die fertige Kernplatte schliesst die Prophasen der Kerntheilung ab.

Dass die Spindelfasern aus dem Cytoplasma gebildet werden, habe ich in früheren Publicationen bereits zu zeigen gesucht. Diese Angaben muss ich auch jetzt aufrecht halten. Die Spindelfasern gehen der Hauptsache nach aus dem in die Kernhöhle eingedrungenen Cytoplasma hervor; dieses gelangt aber ganz vorwiegend, wenn nicht ausschliesslich, in

1) Zuletzt in: Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle, p. 425.

die Kernhöhle erst nach Auflösung der Kernwandung. Die Bedeutung dieser Auflösung liegt überhaupt in der Erleichterung, die sie dem Eindringen des umgebenden Cytoplasma gewährt. Dass aber ein Eindringen von Cytoplasmafäden in die Kernhöhle selbst auch durch die Kernwandung möglich ist, das haben uns die Spirogyren, ganz besonders Spirogyra nitida, hinlänglich gezeigt.

In den Zellkernen des Wandbelegs der Embryosäcke und des jungen Endosperms von Fritillaria imperialis stellt man im lockeren Knäuelstadium ganz sicher fest, dass die Kernhöhle keinerlei geformte Bestandtheile enthält, die für die Bildung der Spindelfasern bestimmt sein könnten. Sie führt nur die Kernfäden und die Kernkörperchen. Ausser der mit Alcohol gehärteten Präparate (Taf. III, Fig. 5), habe ich auch solche studirt, die mit Chromosmiumessigsäure fixirt, mit Safranin oder Haematoxylin gefärbt waren (Taf. III, Fig. 3 und 4); stets blieb das Ergebniss das nämliche. Die untersuchten Präparate waren zum Theil so scharf und deutlich, dass sie jede Täuschung ausschlossen. Auch in den Zellkernen aus dem Wandbeleg von Hyacinthus orientalis, Galanthus nivalis, Leucojum aestivum kann man sich im Knäuelstadium von der Abwesenheit geformter Bestandtheile, die zur Spindelfaser-Bildung dienen könnten, auf das Sicherste überzeugen. Besonders instructiv wurden da aber wieder die mit Methylenblau gefärbten, mit Eau de Javelle behandelten Zellkerne aus dem Wandbelege der Embryonen von Leucojum aestivum. Das Methylenblau färbt nicht nur alle Kerntheile, sondern, wie schon erwähnt, auch das Cytoplasma. Bei beginnender Einwirkung der Eau de Javelle treten die Bilder äusserst klar hervor. Namentlich das lockere Knäuelstadium zeigt mit überwältigender Deutlichkeit, dass in der Kernhöhle ausser den Kernfäden und den Nucleolen nichts Geformtes

vertreten ist. — In den Pollenmutterzellen der Liliaceen findet man im Mutterkern auf dem Stadium, das die Segmentpaare an der Kernwandung vertheilt zeigt, öfters vereinzelte feine Plasmastränge, welche die Segmentpaare verbinden [1]). Ich habe mich seinerzeit dahin ausgesprochen, dass ich auch diese feinen Stränge für Cytoplasmafäden halte, die bereits durch die Kernwandung in die Kernhöhle eingedrungen sind. Einen stricten Beweis hierfür zu liefern, ist freilich schwer, da man ja das Eindringen dieser Fäden am lebenden Objecte nicht beobachten kann, auf fixirte Zustände vielmehr angewiesen ist. Für meine Auffassung kann ich aber anführen, dass diese feinen Stränge ebenso wie das umgebende Cytoplasma reagiren, und bei Jodgrün-Fuchsin Tinctionen sich roth, völlig übereinstimmend mit dem umgebenden Cytoplasma, abweichend dagegen von den Kernfäden, die violett werden, färben [2]). Für die Möglichkeit des Eindringens bürgen uns jetzt die Beobachtungen an den Spirogyren. Man mag aber über den Ursprung der feinen Plasmastränge in den Kernen der Pollenmutterzellen der Liliaceen denken was man will, so viel ist klar, dass deren Masse nur äusserst gering ist und keinesfalls ausreichen würde, um die Spindelfasern zu bilden. Die Hauptmasse des zur Erzeugung der Spindelfasern dienenden Cytoplasma dringt eben auch in diesem Falle in die Kernhöhle erst ein, wenn die Kernwandung aufgelöst ist. Diese Thatsache stützt sich auf Präparate, die nach den besten Methoden fixirt und tingirt wurden und so klare Resultate liefern, dass an der Richtigkeit derselben nicht gezweifelt werden kann. Die Annahme von Zacha-

---

1) Heuser l. c. p. 123, Strasburger Controversen p. 29.

2) Vgl. auch Controversen p. 29.

rias[1]), dass ein Platzen der Zellkerne in den Reagentien, respective eine Verletzung der Zellkerne, solche Bilder veranlasst habe, wie sie als Stütze für meine Auffassung gedient hätten, ist völlig unbegründet. Guignard[2]) hat nach seinen zahlreichen, gut fixirten und gut tingirten Präparaten nichts anderes als wie ich zu urtheilen vermocht. Die Beobachtungen von Guignard erstrecken sich ausserdem noch auf den grossen, primären Zellkern im Embryosacke von Lilium candidum, der dieselbe Vertheilung der Segmentpaare an der Kernwandung wie die Mutterkerne der Pollenmutterzellen zeigt, doch keinerlei Plasmabrücken zwischen den Segmentpaaren aufweist. Auch in diese Zellkerne wandert weiterhin das umgebende Cytoplasma ein, um zur Bildung der Spindelfasern verwendet zu werden.

Aus geformten Bestandtheilen der Kernhöhle können somit die Spindelfasern nicht hervorgehen und man könnte dort etwa nur die Substanz des Kernsaftes, und der Kernkörperchen für sie in Anspruch nehmen. Doch auch gegen eine solche Annahme spricht die directe Beobachtung, welche ja die Entstehung der Spindelfasern aus dem Cytoplasma lehrt; in ganz überzeugender Weise allein schon bei Spirogyren, wo die Spindelfasern deutlich aus dem an den Kernpolen angesammelten Cytoplasma sich differenziren.

Die Frage nach dem Ursprung der Spindelfasern hat bekanntlich schon viel Controversen veranlasst. Für den Ursprung derselben aus dem Cytoplasma war ich selbst[3]),

1) Ueber den Nucleolus, Bot. Ztg., 1885, Sp. 282 und Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen, Bot. Ztg., 1887, p. 335.

2) Nouvelles recherches, p. 321, Taf. 15, Fig. 3, 4.

3) A. v. O. zuletzt in den Controversen der indirecten Kerntheilung, 1884.

Juranyi[1]), Tangl[2]), Guignard[3]) und F. Went[4]), neuerdings E. Van Beneden[5]) und zum Theil auch Boveri[6]) eingetreten; aus der Gerüstsubstanz des Zellkerns liess sie Pfitzner[7]), Carnoy[8]), Zacharias[9]) und in bestimmten Fällen auch Boveri[10]) entstehen und erschien auch Rabl[11]) ein solcher Ursprung wahrscheinlicher. Flemming[12]) und Heuser[13]), im Wesentlichen auch Mark[14]) nehmen Kern-

1) Beobachtungen über Kerntheilung, Sep.-Abdr. p. 40.

2) Ueber die Theilung der Kerne in Spirogyra-Zellen, Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., Bd. LXXXV, 1. Abth., 1882, p. 285.

3) Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire, Ann. d. sc. nat. Bot. T. XX, p. 321 u. a.

4) Beobachtungen über Kern- und Zelltheilung, Ber. d. Deut. Bot. Gesellsch., 1887, p. 247.

5) Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale, 1887, p. 50 ff.

6) Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala, Gesellschaft f. Morphol. und Physiol. zu München, 1887, p. 79.

7) Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seiner Theilungserscheinungen, Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXII, p. 655.

8) Biologie cellulaire, p. 240; la cytodiérèse chez les Arthropodes, 1885, p. 340.

9) Ueber die Spermatozoiden, Nachträgl. Anm., Bot. Ztg. 1881, Sp. 852 und Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen, Bot. Ztg. 1887, Sp. 334 ff.

10) Zellen-Studien, Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides, 1887, p. 17.

11) Ueber Zelltheilung, Morphol. Jahrb., Bd. X, p. 269.

12) Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung, 1882, p. 220 ff., 318 ff.

13) Beobachtungen über Zellkerntheilung, Bot. Centralblatt, 1884, Bd. 17, p. 123.

14) Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax cam-

substanz und Cytoplasma für die Bildung der Spindelfasern in Anspruch, während endlich Platner [1]) den polaren Theil der Spindelfasern aus dem Cytoplasma, den äquatorialen aus der Kernsubstanz ableitet.

Mit gewohnter Gründlichkeit hat Flemming in seiner letzten Publication die Frage nach dem Ursprung der Spindelfasern einer erneuten Prüfung unterworfen [2]). In den sehr lockeren Knäuelformen, welche die Spermatocyten von Salamandra maculosa zur Zeit der Längsspaltung bilden, lässt sich nach Flemming eine recht dichte, nicht chromatische Faserung nachweisen, die schätzungsweise eben so viel Masse wie die nachherige Spindel bietet. Besonders deutlich soll dies an Präparaten aus Osmiumgemisch, die mit Gentianaviolett gefärbt sind, zu sehen sein, weil alsdann das in Frage stehende Faserwerk, und ebenso später die Spindelfasern, einen bräunlichen Ton annehmen, der sie besser hervortreten lässt. Aus dem blassen Faserwerk sollen „wohl ausser Zweifel" die Spindelfasern, wenn nicht ganz, so doch zum grössten Theil hervorgehen. Unverkennbar ist die Spindel bei ihrem Auftreten kleiner als später nach ihrer vollen Ausbildung. Zur Zeit, wo das blasse Faserwerk sich im Kern nachweisen lässt, ist die Kernmembran noch vorhanden. Andererseits lässt sich von dem Faserwerk noch nichts in den frühesten Anfangsstadien der Knäuel sehen. Die Räume zwischen den

---

pestris, Bulletin of the Museum of comp. zool. at Harvard College, Vol. VI, Part II, 1887, p. 537.

1) Die Karyokinese b. d. Lepidopteren, Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Hist., Bd. III, 1886, p. 358; auch Ueber die Befruchtung bei Arion empiricorum, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXVII, p. 70.

2) Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXIX, p. 425.

chromatischen Strängen erscheinen dort wie leer. Somit, so schliesst Flemming[1]), ist die Faserung entweder aus achromatischer Substanz, welche sich von den chromatinhaltigen Fäden nach und nach abgesondert hat, entstanden, oder es ist Substanz in gelöster Form in den Kern aufgenommen und in demselben in geformte umgeprägt worden. Beide Annahmen hält Flemming für möglich. Für die erste lässt sich geltend machen, dass die chromatischen Fäden sosowohl in den Knäueln als auch im ruhenden Kern nicht bloss aus Chromatin bestehen, sondern dieses in einem achromatischen Substrat enthalten, und dass in den späteren Phasen der Mitose die Fäden der chromatischen Figur unverkennbar etwas schärfer und tiefer sich färben, auch etwas weniger Masse zu haben scheinen. Dieses stimme zu der Anschauung, dass ein Theil achromatischer Substanz aus den Fäden des Knäuels zur Bildung der Spindel ausgeschieden werde. Aber auch die Annahme, dass gelöste Substanz zur Bildung der Spindel in den Kern eindringt, erscheint Flemming durchaus keine so fernliegende Hypothese, „denn derartige Umformungen von ungeformter Substanz in geformte kommen bekanntlich in der lebendigen Zelle fortwährend vor". „Derselbe Gedanke kommt auch für Das in Betracht, was im Kern au den Fäden selbst und dem Kernsaft vorgeht, Es braucht sich nicht nothwendig nur um geformte Substanzen zu handeln, welche aus ihnen ausgeschieden und später in sie zurückgenommen würden. Es ist ganz denkbar, dass während der Mitose, auf Grund von Diffusion und chemischer Umsetzung, aus den Strängen zeitweilig gelöste Substanzen in den Kernsaft abgegeben werden, in diesem als geformte Structuren auftauchen, dann wieder gelöst und

---

1) l. c. p. 431.

in die Stränge einbezogen werden; es ist ferner denkbar, dass auch unabhängig von aus den Strängen kommenden Stoffen, im Kernsaft selbst geformte Fäden gebildet und wieder in Lösung gebracht werden können." — Dass die Substanz der Fasern nach der Kerntheilung zum grossen Theil der Zellsubstanz, nicht den Tochterkernen einverleibt wird, steht auch für Flemming fest[1]), doch möchte er hieraus keinen Schluss auf den Ursprung der Fasern ziehen, da ja sehr wohl bei der Kerntheilung Substanz des Kerns an die Zellsubstanz abgegeben, ja auf diesem Wege vielleicht sogar Prädispositionen aus dem Zellkern dem Zellkörper übertragen und letzterer der Wirkungen der Vererbung theilhaft gemacht werden könnte[2]).

Aus diesen Erörterungen von Flemming geht hinreichend deutlich hervor, auf welche Schwierigkeiten bis jetzt der Nachweis des Ursprungs der Spindelfasern in thierischen Zellen gestossen ist. — Andere Erscheinungen kommen aber für die Beurtheilung des Ursprungs der Spindelfasern in thierischen Zellen noch in Betracht.

In seiner Arbeit über Zelltheilung hat zunächst Rabl darauf hingewiesen, dass beide Pole der Kernspindel an ein und derselben Knäuelseite, innerhalb des Polfeldes, auftreten[3]). Die Kernspindel soll zunächst klein sein, allmählich erst zur definitiven Grösse anwachsen. Sie soll sich in die chromatische Figur versenken und zugleich so drehen, dass das eine ihrer Enden an der Polseite, das andere an der Gegenpolseite zu liegen kommt[4]). Auch Flemming

1) l. c. p. 435.

2) l. c. p. 436.

3) l. c. p. 233.

4) Vergl. p. 232, 239, 242 und die schematischen Figuren Taf. XII, l. c.

giebt für die Spermatocyten vom Salamander an, dass die Spindel einseitig und zugleich schief an die chromatische Figur angelagert, so zu sagen in dieselbe hineingedrückt und im Anfang unverkennbar kleiner sei [1]). — Eine Erweiterung erfahren diese Beobachtungen durch die Angaben, welche neuerdings von E. Van Beneden [2]) und von Boveri [3]) über das Verhalten der Polarkörperchen und der „Attractionssphaeren" in den Eiern von Ascaris megalocephala gemacht worden sind. — Die Polarkörperchen sind schon lange an den Polen der Kernspindeln thierischer Zellen bekannt [4]) und scheinen denselben fast allgemein zuzukommen. Flemming beschreibt sie als „körperlich differenzirte, stärker lichtbrechende, kleine Substanzportionen" [5]), und Rabl für Salamandra als „körperliche Differenzirung der Theilungspole" [6]). Um diese Polarkörperchen ist eine Strahlung im Cytoplasma der thierischen Zellen zu sehen, die Flemming für ein „allgemeines Phänomen der Zelltheilung" hält [7]). Besonders ausgeprägt sind die Strahlungen in thierischen Eiern und werden dort nach Fol's Vorschlag [8]) als „Asteren" bezeichnet. In den Eiern von Ascaris megalocephala zeigen

1) Neue Beiträge, p. 428.

2) Nouvelles recherches, p. 60.

3) Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala; Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München, 1887, p. 80.

4) Zuerst erwähnt von E. Van Beneden in Recherches sur les Dicyémides 1876, p. 64. Vergl. die übrige Literatur bei Flemming in Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung, p. 230.

5) Zellsubstanz, Kern und Kerntheilung, p. 230.

6) l. c. p. 259.

7) Zellsubstanz, Kern und Kerntheilung, p. 196, Anm. 3.

8) Recherches sur la fécondation et le commencement de l'Hénogénie, p. 17, 1879.

nun die Asteren der Furchungsspindeln nach E. Van Beneden[1]) folgenden Bau. Ihr Mittelpunkt wird von dem Polarkörperchen eingenommen, das aus einer Anhäufung kleiner Körner besteht. Dieses Polarkörperchen liegt in einer sphäroidalen Masse, die E. Van Beneden als Attractionssphäre bezeichnet. Letztere erscheint im Innern homogen, nach aussen radial gestreift. Die radialen Streifen der äusseren Zone setzen sich, an Zahl zunehmend, als Strahlung im Eidotter fort. Nach vollendeter Differenzirung der Tochterkerne schwindet die Strahlung im Eidotter, während die Attractionssphären erhalten bleiben. Noch während der Tochterkern in Ausbildung begriffen ist, flacht sich seine Attractionssphäre ab, das Polarkörperchen streckt sich in transversaler Richtung, nimmt die Gestalt eines Hantels an und theilt sich in zwei Polarkörperchen. Dieser Theilung folgt diejenige der ganzen Attractionssphäre. Während der zugehörige Zellkern sich dann selbst zu einer Theilung anschickt, trennen sich die beiden Attractionssphären von einander. Noch im Knäuelstadium findet man sie an derselben Seite des Zellkerns; ihre Polarkörperchen sind durch Fasern verbunden, die eine sehr kleine Spindel darstellen. Die Attractionssphären nehmen mithin an Grösse zu, entfernen sich immer mehr von einander und gelangen schliesslich an die entgegengesetzten Seiten des in der Prophase befindlichen Zellkerns. — Was den Bau der fertigen Furchungsspindel im Ei von Ascaris megalocephala anbetrifft, so giebt E. Van Beneden an, dass nur wenige Fasern derselben von einem Pole zum andern reichen, während die meisten an die Segmente der Kernplatte ansetzen und an denselben endigen. Die

---

1) Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale, p. 50 ff., p. 60 ff.

terminalen Theile der Spindel gehören den Attrationssphären an, die centralen Theile werden aus den Asteren differenzirt. Von den Strahlen der Attractionssphären wie der Asteren zeichnen sich die Spindelfasern durch grössere Dicke aus. Ausserdem ist ihr innerhalb der Attractionssphären befindlicher Theil dicker als der in den Asteren gelegene. An der Grenze beider Theile lässt oft jede Faser eine Anschwellung erkennen. Auch Boveri erklärt, „dass die Fasern der Furchungsspindeln im Ascaris-Ei unzweifelhaft Protoplasmafäden seien, gerade wie die Polradien, von denen sie nur in Folge ihrer specifischen Function auch im Habitus sich unterscheiden" [1]). Dass die Spindelfasern aus zwei Hälften bestehen, die sich jederseits an das „chromatische Element" ansetzen und durch dieses nur verbunden werden, hat Boveri auch an den Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala [2]) und an den Hodenzellen des Krebses, bei letzteren „durch Isolation der einzelnen Elemente in Zusammenhang mit der zugehörigen Spindelfaser und durch Betrachtung von allen Seiten" sicherstellen können [3]). Ausdrücklich geben auch E. Van Beneden [4]) und Boveri [5]) an, dass in die Tochterkerne nichts von den Spindelfasern aufgenommen wird.

Wie in der Literaturübersicht schon angeführt wurde, lässt Platner den polaren Theil der Spindelfasern aus dem Cytoplasma, den äquatorialen aus der Kernsubstanz hervorgehen [6]). Er giebt für die Spermatocyten der Lepidopteren

1) Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. zu München, p. 79.

2) Zellen-Studien, p. 49.

3) Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. zu München, p. 79 Anm.

4) l. c. p. 47.

5) l. c. p. 79.

6) Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Hist., Bd. III, 1886, p. 352 ff.; und Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXVII, p. 70.

ebenfalls die Entstehung der beiden Astern an derselben Seite des Zellkerns an. Sie liegen anfangs immer nahe bei einander, um etwa ein Viertel der Kernperipherie von einander entfernt". Diese „Polkegel" rücken weiterhin gegen den Kern vor und stülpen dessen Wandung nach innen ein. Alsbald wird diese Wandung durchbrochen, so dass die Polkegel „in directe Beziehung zu dem Inneuraum des Kernes treten". Sie liegen jetzt an den beiden entgegengesetzten Seiten des Zellkerns. Die „Karyosomen" sollen hierauf „mit den Fasern der Polkegel in Berührung kommen, scheinbar daran haften bleiben und durch Wachsthum derselben dem Aequator immer näher geführt werden". Die fertige Kernspindel besteht, wie Platner angiebt, aus zwei Abtheilungen: einem mittleren kugeligen Theil, der die Kernplatte führt, und zwei kegelförmigen Aufsätzen, von deren Spitze die Asteren ausgehen. Platner hält nun dafür, „dass die kegelförmigen Aufsätze dem frühern Polkegel, also dem Protoplasma entstammen, die kugelige Partie aber ihren Ursprung den Kernbestandtheilen verdankt" [1]). Der Vergleich mit den E. Van Beneden'schen Angaben legt jedenfalls die Annahme näher, dass die kegelförmigen, an den beiden Endtheilen der Spindel sich markirenden Partieen den innerhalb der Attraktionssphären gelegenen Theil der Spindel darstellen. Dazu stimmt auch die Angabe von Platner: „Die Spindelfasern gehen durch beide Theile ununterbrochen hindurch".

Merkwürdig sind die Angaben, welche von v. la Valette St. George und von Platner über das Verhalten des „Nebenkerns" in den samenbildenden Zellen verschiedener Thiere gemacht werden [2]). Nach v. la Valette St. George

1) l. c. p. 358.

2) **Bei Salamandra maculosa ist bis jetzt ein Nebenkern**

entsteht der Nebenkern jener Zellen bei den Insekten als „einfache Verdichtung des Cytoplasma" neben dem Zellkern [1]), respective aus einer Ansammlung von Protoplasmakörnchen und Fädchen um den Zellkern" [2]), während Platner ihn bei den Mollusken als Abschnürung des Zellkerns [3]), neuerdings bei der Maus innerhalb des Zellkerns sich bilden lässt [4]). Dieser Nebenkern besitzt eine „Fadenstructur" und steht in einer gewissen Beziehung zur Kerntheilung, indem er nach v. la Valette St. George in dieselbe ein- und wieder aus derselben hervorgeht, sich wahrscheinlich an der Bildung der Spindelfasern betheiligt, jedenfalls nach der Bildung der Tochterkerne das Residuum dieser Fäden darstellt [5]). Das erste, was sich in den Spermatocyten färbt, wenn dieselben in mit Gentianaviolett versetztem Jodserum untersucht werden,

---

in den Spermatiden nicht gesehen worden, vielleicht aber nur, wie Flemming meint, weil er sehr klein sei. Vergl. Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatosomen bei Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXI, nachtr. Bem., p. 94.

1) Spermatologische Beiträge, vierte Mittheilung; Archiv für mikr. Anat., Bd. XXVIII, p. 7.

2) Zelltheilung und Samenbildung bei Forficula auriculata, Festschrift für A. v. Kölliker, 1887.

3) Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung, Archiv für mikr. Anat., Bd. XXVI, 1886, p, 345.

4) Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung. Internat. Monatsschrift für Anat. u. Hist., Bd. III, p. 393.

5) Spermatologische Beiträge, vierte Mittheilung, p. 7. Vergl. auch Platner, Zur Bildung der Geschlechtsproducte bei den Pulmonaten, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXVI, besonders p. 604.

ist nach v. la Valette St. George[1]) der Nebenkern. Platner[2]) giebt ausserdem an, dass die Ausbildung des Nebenkerns aus den Spindelfasern nach vollzogener Kerntheilung mit einer Zusammenziehung und Verdichtung dieser Fäden verbunden ist, wobei deren Tinctionsfähigkeit, speciell durch Haematoxylin, fortschreitend wächst. — Jedenfalls haben wir es hier mit einer ähnlichen Differenzirung im Cytoplasma wie bei Ausbildung von Attractionssphären zu thun, wenn auch die Bedeutung dieser Bildung eine andere ist.

Während Boveri für die Furchungsspindel des Eies von Ascaris megalocephala angiebt[3]), dass deren Fasern unzweifelhaft Protoplasmafäden sind[4]), kommt er zu dem Resultate, dass die Spindelfasern der Richtungsspindeln aus Kernsubstanz hervorgehen[5]). Das Keimbläschen dieser Eier, vornehmlich des einen Typus derselben, den Boveri als „Typus Carnoy" unterscheidet, soll sehr reich an „achromatischer Substanz" sein, die weiterhin die Spindelfasern erzeugt. Boveri selbst bemerkt darüber: „durch die ausserordentliche

1) l. c. p. 7.

2) l. c. p. 602.

3) Auf die Controversen, die sich über den Bau der Richtungsspindeln und die Theilungsvorgänge bei Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala entwickelt haben, kann ich hier nicht eingehen, muss vielmehr auf die diesbezüglichen Arbeiten von Nussbaum, Ed. Van Beneden, Carnoy, Otto Zacharias, Boveri, Van Gehuchten und Kultschitzky verweisen. Ich verwerthe hier die Angaben dieser Arbeiten nur so weit, als sie zu den angeregten karyokinetischen Fragen in Beziehung stehen.

4) l. c. p. 79.

5) Zellen-Studien. Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides. 1887 p. 17.

Mächtigkeit einer vom Chromatin unabhängigen, achromatischen Kernsubstanz unterscheidet sich das Keimbläschen unserer Eier sehr beträchtlich von den typischen Metazoënkernen und erinnert eher an solche der Protozoën, so besonders an die von Actinosphaerium" [1]). „Ausser der den Kernsaft gleichmässig durchsetzenden achromatischen Substanz", heisst es weiter, „enthält das Keimbläschen zwei chromatische Elemente". Diese beiden „chromatischen Elemente" sind bereits zwei Mal längsgespalten und so die Segmente für die beiden Theilungsvorgänge, welche die Richtungskörper liefern, schon vorbestimmt. Aus der „achromatischen Substanz" des Keimbläschens geht somit die Kernspindel hervor, während die beiden „chromatischen Elemente" die Kernplatte bilden. Das Object liefert nach Boveri ein schlagendes Beispiel für die Entstehung der Kernspindel aus Kernsubstanz. — Diese Angabe mag richtig sein, doch möchte ich zu derselben bemerken, dass der Entwicklungszustand des Keimbläschens, von dem Boveri in seinen Untersuchungen ausgeht, einen, mit anderen Zellkernen verglichen, bereits vorgeschrittenen Zustand der Prophase vorführt, dem ein Einwandern von Cytoplasma in die Kernhöhle sehr wohl vorausgegangen sein könnte. Ich wollte diese Bemerkung nicht unterdrücken, weil Boveri selbst angiebt [2]), dass im Hinblick auf die „allmähliche Ausbildung" des Keimbläschens seine Untersuchungen noch nicht abgeschlossen seien. Nicht unerwähnt darf ich auch lassen, dass gemäss den Angaben von Carnoy [3]) für

---

1) l. c. p. 14.

2) l. c. p. 13.

3) La Cellule Bd. II. La cytodiérèse de l'oef: La vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocephala p. 21 ff.

ganz den nämlichen Typus dieser Eier die Kernmembran aufgelöst wird, Zellsubstanz und Kernsubstanz sich mischen und schliesslich die beiden chromatischen Elemente dicht von Cytoplasma umgeben sind. Nun trete im Umkreis derselben ein hyaliner Hof auf, in welchem die Spindel entstehe. Carnoy hält es freilich auch für natürlicher, anzunehmen, dass die Spindel aus der Substanz des Keimbläschens hervorgeht, weil sie an der nämlichen Stelle auftritt, an der sich das Keimbläschen befand und weil das Keimbläschen mehr Plasma als nöthig enthält, um diese Spindel zu erzeugen. Doch dem mag sein wie es will. Boveri hebt ja selbst hervor, dass das in Frage stehende Keimbläschen an die Kerne der Protozoën erinnere und so mag es sein, dass in demselben sich bereits andre Verhältnisse als bei den höheren Thieren geltend machen. Denn die Untersuchung der karyokinetischen Vorgänge bei niederen Organismen hat uns bereits Beispiele genug kennen gelehrt, die sich an die für höhere Pflanzen, ja selbst für höhere Thiere gewonnenen Schemata der Kerntheilung nicht unmittelbar anschliessen lassen. Merkwürdig würde immerhin für Ascaris megalocephala der grosse Abstand im Verhalten des Keimbläschens und der Furchungskerne sein, bei welchem die Spindelfasern nach Boveri selbst, unzweifelhaft Protoplasmafäden, gerade wie die Polradien [1], sind. Nach Boveri lässt sich die Gesammtform der Richtungsspindel, Typus Carnoy, als aus zwei mit ihren Grundflächen aneinander gefügten, segmentrischen Kegelstümpfen gebildet, ansehen [2]. Für die nach etwas abweichendem Typus, dem Typus van Beneden, gebaute Richtungsspindel hebt Boveri ausserdem noch hervor, dass die „Spindelfasern oder

1) Gesell. f. Morph. u. Phys. zu München p. 79.

2) Zellen-Studien p. 22.

ein Theil derselben nicht continuirlich von einem Pol zum andern ziehen, sondern aus zwei Hälften bestehen, die erst durch die Vermittlung der chromatischen Elemente in Zusammenhang gebracht werden" [1]). — Von besonderem Interesse könnte die Angabe von Boveri sein, dass von Protoplasmastrahlung an den Richtungsspindeln sich nichts wahrnehmen lasse; auch in dieser Beziehung sei eine Abweichung von dem Bildungsgang anderer Spindeln hier zu constatiren. Gewöhnlich scheine das Auftreten der zwei Pole das Primäre zu sein; „sie sind", schreibt Boveri [2]), „häufig zu einer Zeit vorhanden, wo die Kernstructur noch keine differenzirte Anordnung erkennen lässt. Erst allmählich nehmen chromatische und achromatische Kernbestandtheile eine bestimmte Lagerung zu diesen Punkten an". Hier verhalte es sich anders; das Keimbläschen erlange eine faserige Differenzirung und zackige Gestalt, wo von den zwei Polen nichts wahrzunehmen sei, und nichts ihre spätere Lage andeute. Es fehlen hier nach Boveri die richtenden Pole. „Soll es zu einer regulären Theilung kommen, so muss die Kernsubstanz selbst die Fähigkeit besitzen, eine dicentrische Anordnung zu gewinnen, und dies geschieht in der That, indem zwei opponirte Lappen des zunächst unregelmässig gestalteten Körpers über die anderen das Uebergewicht gewinnen, wodurch eine typische Theilungsfigur erzeugt wird". Die dicentrische Anordnung, welche sonst unter dem richtenden Einfluss der Pole sich vollzieht, soll somit in den Richtungsspindeln von Ascaris durch Eigenkraft der Kernsubstanz erreicht werden. Nun aber giebt Carnoy auch Strahlungen an eben denselben Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala, die hier

1) Zellen-Studien p. 49.

2) Ebenda p. 75.

zur Sprache kamen, an. Carnoy beschreibt freilich nicht nur terminale, sondern auch seitliche und accessorische Asteren an diesen Richtungsspindeln und dürfte daher Boveri wohl recht haben, wenn er, auf später zu besprechende Untersuchungen der Gebrüder Hertwig gestützt, diese Asteren als pathologische Bildung betrachtet. Ob aber auch die von Carnoy angegebenen terminalen Asteren dieser Richtungsspindeln pathologisch seien, muss doch fraglich erscheinen, und zieht daher auch Boveri die Möglichkeit individueller Verschiedenheiten der Eier für diese in Betracht. Sicher scheint bei alledem zu sein, dass an den Richtungsspindeln, die ja zur Bildung der nur kleinen Richtungskörper führen, sehr schwache Strahlungen, falls überhaupt, auftreten, weit schwächer als an den Furchungsspindeln, die in die Theilung der gesammten Eimasse einzugreifen haben. Den Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala fehlen nach Boveri auch die Polkörperchen, sie endigen beiderseits in breiten Platten. Jede Platte scheint aus einer einfachen Schicht von Körnchen zu bestehen, welche continuirlich in die Spindelfasern sich fortsetzen. „Eine specifische Polsubstanz liegt", schreibt Boveri, „gewiss nicht vor" [2]). Die Polarkörperchen der ersten Furchungsspindel lässt Boveri vielmehr erst auf späteren Stadien als ein kleines, stark lichtbrechendes, von einem hellen Hof umgebenes Korn im Mittelpunkt des Eies entstehen. Etwas später erkennt man dann statt des einen Kornes deren zwei, anfangs sehr nahe an einander [3]). Weniger bestimmt spricht sich E. Van Beneden über den Ursprung der Polarkörperchen der ersten Furchungsspindel aus, nur hebt er hervor, dass

1) l. c. p. 29.
2) l. c. p. 21.
3) Gesell. f. Morph. u. Phys. in München, 1887, p. 78.

sie beim Auftreten der zweiten Richtungsspindel noch nicht zu beobachten seien [1]).

Nicht unerwähnt darf ich lassen, dass gegen die Boveri-sche Schilderung der Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala bereits von Van Gehuchten [2]) und von Kutschitzky [3]) Einwände erhoben worden sind und dass beide Beobachter unter einander und mit O. Zacharias [4]) in der Angabe übereinstimmen, dass die in Frage stehenden Richtungsspindeln aus zwei der Länge nach neben einander gelagerten Spindelhälften zusammengesetzt seien.

Für die uns hier beschäftigenden Fragen wichtig ist auch eine Anzahl von Angaben in der bereits berührten Arbeit der Gebrüder Hertwig „über die Befruchtungs- und Theilungsvorgänge des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien" [5]). Hertwig's haben die Eier von Strogylocentrotus lividus vor, während, und nach der Befruchtung der Einwirkung verschiedener chemischer Agentien, erhöhter Temperaturen und mechanischer Insulte unterworfen und zum Theil Veränderungen erzielt, die auch für die Deutung der karyokinetischen Vorgänge verwerthet werden können. Diese sollen hier allein Berücksichtigung finden. So stellte es sich heraus, dass Chinin, Chloral und Wärme die Strahlungserscheinungen im Protoplasma in hohem Grade vermindern und dass dieselben Agentien auch die Theilungsfähigkeit der Eier bedeutend herabsetzen [6]). Die Eier, die nach der Be-

---

1) Nouvelles recherches p. 59.

2) Anatomischer Anzeiger, II. Jahrg. 1887, p. 751.

3) Sitzber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1888, p. 17.

4) Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXX, 1887, p. 148.

5) Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XX. Neue Folge Bd. XIII, 1887 p. 120 u. 477, auch Separat-Ausgabe.

6) Sep.-Ausg. p. 46, 129.

samung in 0,5 % Chlorallösung übertragen worden waren, liessen vielfach Strahlenfiguren frei im Protoplasma beobachten. Die erhaltenen Bilder wiesen darauf hin, dass die Strahlungen zuerst im Protoplasma entstehen und dann an die Kerne herantreten [1]). Alle die angewandten Agentien veranlassten Polyspermie, d. h. gestatteten einer grösseren Zahl von Spermatozoen den Eintritt in das Ei. Auch die hieraus sich ergebenden Erscheinungen waren oft sehr instructiv, unter andern dadurch zum Beispiel, dass sie Spindeln ohne „Chromatinkörnchen" liefern konnten. Die Copulation zweier Spermakerne mit dem Eikern, wie sie nach Nicotinbehandlung der Eier und darauf folgender Besamung beobachtet wurde, führte für gewöhnlich zur Bildung von Tetrastern mit vier Strahlensystemen. Als ziemlich häufige Modification der Tetrasterbilder traten anstatt vier nur drei Strahlenbildungen an den copulirten Kernen auf, eine vierte Strahlung lag aber in einiger Entfernung von dem Triaster isolirt im Dotter. Die Spindelfasern, die sich hierauf ausbildeten, verbanden die drei Strahlungen des Keimkerns mit einander und die „Chromatinfäden" ordneten sich dort zu drei Kernplatten an, eine vierte Spindel verband aber die isolirte Strahlung mit einer Strahlung des Triasters und war von Chromatinfäden frei [2]). Wie die Hertwig'sche Abbildung zeigt [3]), unterscheidet sich die von Kernfäden freie Spindel nicht von den mit Kernplatten versehenen und zeigt wohl, dass letztere auch nicht der Substanz des Zellkerns entstammen. — In ähnlichem Sinne belehrend sind auch diejenigen Hertwig'schen Abbildungen, welche den noch völlig compacten Spermakern in der

1) Sep.-Ausg. p. 58.
2) l. c. p. 133.
3) l. c. Taf. III, Fig. 10.

Aequatorialebene einer ausgebildeten Kernspindel zeigen. Namentlich waren solche Erscheinungen an Spermakernen zu beobachten, welche von Spermatozoen stammten, die in abgesprengte, kernlose Eitheile eingedrungen waren. Die Spermakerne vergrösserten sich nur wenig in solchen Eistücken, in besonders günstigen Fällen konnte man sie schliesslich in Gestalt je eines einzigen, grösseren, rundlichen oder ovalen Korns, in einer aus wenigen Spindelfasern zusammengesetzten, mit zwei polaren Strahlungen versehenen Kernspindel liegen sehen [1]). Die Substanz der Spindelfasern eines solchen „Spermamphiasters" konnte nicht dem compact gebliebenen Spermakern, sondern schlechterdings nur dem umgebenden Cytoplasma entstammen.

Aus dieser Uebersicht der Erscheinungen, welche die Metazoën bei Anlage der Kernspindel bieten, dürfte sich ergeben, dass eine definitive Beantwortung der Frage nach dem Ursprung der Spindelfasern im Thierreich noch nicht möglich ist. Die Mehrzahl der Angaben lässt sich mit den bei Pflanzen gewonnenen Resultaten ohne Zwang in Einklang bringen, einige scheinen denselben aber entschieden zu widersprechen. Besonders abweichend gestaltet sich das Verhalten bei den Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala, von denen es aber fraglich erscheinen kann, ob sie noch in allen Punkten für die Beurtheilung der karyokinetischen Vorgänge bei den höheren Thieren herangezogen werden dürfen.

Durch das Studium der im Thierreich zu beobachtenden Erscheinungen hat aber unser Interesse an dem Ursprung der Spindelformen nach verschiedenen Seiten hin noch eine Vertiefung erfahren und Fragen angeregt, mit welchen wir jetzt an unsere pflanzlichen Objecte herantreten wollen.

1) Sep.-Ausg. p. 108 und Taf. II, Fig. 18.

Polarkörperchen sind bis jetzt im Pflanzenreiche nicht beobachtet worden, man sucht nach denselben, selbst an scharf zugespitzten Kernspindeln, vergebens. So zeigen von Polarkörperchen beispielsweise nichts die Kernspindeln aus dem protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke und aus dem Endosperm von Fritillaria imperialis, Iris sibirica oder Sambucus nigra und auch nichts die Kernspindeln in den Pollenmutterzellen der Liliaceen. E. Van Beneden benutzte besonders Malachitgrün, um die Polarkörperchen an den Spindelpolen in den Eiern von Ascaris megalocephala hervortreten zu lassen[1]), doch auch mit diesem Farbstoff war an den zuvor genannten, in Alcohol gehärteten pflanzlichen Objecten nichts zu erreichen. E. Van Beneden fixirte die frischen Ascaris-Eier mit Eisessig, respective mit einem Gemisch von gleichen Theilen Eisessig und absoluten Alcohol, versetzte dieselben hierauf mit Glycerin, dem ein Drittheil wässeriges Malachitgrün und Bismarckbraun hinzugefügt war. Bei solcher Behandlung zeichneten sich die Attractionssphären als hellgrüne Stellen in dem nur schwach gefärbten Dotter aus; innerhalb der Attractionssphären traten ausserdem die Polarkörperchen dunkler grün gefärbt hervor[2]). Ich habe nun auch diese Methode bei der Untersuchung frischer Pollenmutterzellen von Chlorophytum Sternbergianum angewandt, von Polarkörperchen trotzdem nichts entdecken können. Die Pollenmutterzellen von Chlorophytum Sternbergianum sind ein eben so günstiges Untersuchungsobject wie die Pollenmutterzellen von Lilium, nur ein wenig kleiner. Die Kernspindel und die Kernplatte zeigen denselben Bau wie bei Lilium und treten beispielsweise in Essigsäure-Jodgrün

1) Nouvelles recherches p. 7.

2) Ebendas. p. 50 ff.

sehr scharf innerhalb des feinkörnigen Cytoplasmas hervor. Man stellt alsdann fest, dass die Spindel mit ihren Polen bis in die Nähe der Mutterzellwand reicht. Von einem differenzirten Polarkörperchen am Spindelpol ist bei dieser Behandlung nichts zu sehen. Dasselbe zeigt sich aber auch nicht, wie schon erwähnt wurde, bei Anwendung der E. Van Beneden-schen Methode, ja diese ist für die Fixirung unseres Objects überhaupt ganz ungeeignet. Die Kernplattenelemente treten zwar ziemlich gut, wenn auch etwas gequollen, mit intensiv grüner Farbe hervor, doch die Spindelfasern lassen sich nicht unterscheiden, so dass die Kernplattenelemente in einer homogenen Substanz zu liegen scheinen. Anwendung von Eisessig und Malachitgrün-Glycerin auf Alcohol-Material von Chlorophytum Sternbergianum hatte keinen besseren Erfolg. — Bei stumpfen Kernspindeln, wie sie im Pflanzenreich weit verbreitet sind, war für das Auffinden individualisirter Polarkörperchen von Anfang an noch weniger Aussicht vorhanden. Ich untersuchte zu diesem Zwecke eingehend den protoplasmatischen Wandbeleg aus dem Embryosack von Dictamnus albus. Die Spindeln sind dort so stumpf (Taf. III, Fig. 33), dass jede Spindelfaser frei von den benachbarten im umgebenden Cytoplasma abschliesst und bis an ihr Ende verfolgt werden kann. Besonders individualisirte Gebilde waren aber weder an den Enden der einzelnen Fasern, noch an den gesammten flachen Polen nachzuweisen. Ebenso wenig gelang mir dies an den flachen Spindelpolen der so eingehend von mir studirten Spirogyra. Da nun auch alle anderen Beobachter, die sich bis jetzt mit der Kerntheilung in pflanzlichen Zellen befasst haben, nichts von individualisirten Polarkörperchen angeben, so ist deren Existenz im Pflanzenreich mindestens sehr fraglich.

Anders verhält es sich im Pflanzenreiche mit dem Nach-

weis von Strahlungen um die in Theilung begriffenen Zellkerne. Ich habe auf solche Strahlungen zuerst an den Tochterkernanlagen aus dem protoplasmatischen Wandbelege des Embryosacks von Hyacinthus orientalis hingewiesen [1]). Dieselben waren besonders in dem Diasterstadium ausgeprägt, gleich nach Schwund der Spindelpole. Ich verweise auf die damals publicirte Figur [2]), an der deutlich zu sehen ist, dass die Strahlen nach der Polfläche der jungen Kerne convergiren. Heuser suchte diese Strahlung mit der Ernährung der jungen Kerne in Beziehung zu bringen und glaubte diese seine Auffassung auch durch den Verlauf der Radien gestützt, die nach der vertieften Polarseite, der für Nahrungsaufnahme geeignetsten Stelle, gerichtet seien [3]). — Ganz besonders wurden dann die Strahlungen um die in Theilung befindlichen pflanzlichen Zellkerne von Guignard berücksichtigt [4]). Unter Umständen, wenn auch ziemlich selten, lässt sich nach Guignard eine radiale Strahlung schon im Knäuelstadium um den ganzen Zellkern beobachten. Gleichzeitig mit der Ausbildung der Spindelfasern aus dem in die Kernhöhle eingedrungenen Cytoplasma bilden sich auch die Pole aus, die nicht im Innern des Kerns, sondern stets in dem angrenzenden Cytoplasma zu liegen scheinen. In den Embryosäcken von Lilium zeigen sich alsdann an den Spindelpolen zwei Asteren; in anderen Fällen ist ihr Auftreten mehr oder weniger verzögert. Während des Diasterstadiums nimmt nach Guignard die Zahl der Radien in den Asteren bedeutend zu.

Es unterliegt somit keinem Zweifel, dass Strahlungen

1) Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne p. 42.
2) l. c. Taf. III, Fig. 143.
3) l. c. p. 91.
4) Nouvelles recherches p. 364 ff.

um die in Theilung begriffenen Zellkerne auch im Pflanzenreiche vorkommen. Die Fälle, in welchen ihr Nachweis gelang, sind aber noch wenig zahlreich. Eine nicht seltene Erscheinung ist es auch, dass dieselben Präparate, welche deutliche Strahlung in einem gewissen Theilungsstadium zeigen, dieselbe in allen andern nicht aufweisen. So liess beispielsweise dasjenige Präparat des Wandbelegs von Hyacinthus orientalis, in welchem die Strahlung so scharf im Diasterstadium ausgeprägt war, nichts von einer Strahlung an den Polen der Kernspindeln erkennen. Ueberhaupt ist, soweit die Erfahrungen reichen, an pflanzlichen Objecten die Strahlung am leichtesten im Diasterstadium kenntlich zu machen. Dementsprechend giebt auch Guignard an, dass im Diasterstadium die Zahl der Strahlen besonders gross sei. — An einem und demselben, dem gleichen Entwicklungsstadium entnommenen, in derselben Weise fixirten und tingirten Objecte, kann das eine Mal die Strahlung sichtbar sein, das andere Mal unkenntlich bleiben, ohne dass die Präparate sonstige Verschiedenheiten zeigen. — Grosse Mühe gab ich mir, in den Pollenmutterzellen der Liliaceen Strahlensysteme zur Anschauung zu bringen, doch vergebens. Es gelang das weder in den mit Alcohol fixirten Pollenmutterzellen von Lilium, noch in den frisch mit Reagentien behandelten Pollenmutterzellen von Chlorophytum Sternbergianum. Ausser der Ed. Van Beneden'schen Methode kam in letzterem Falle auch noch die von Guignard empfohlene Behandlung zur Anwendung. Guignard[1]) giebt an, dass ihm Sublimatlösungen gute Dienste für das Studium der Aenderungen, welche das Cytoplasma während der Kerntheilung durchmacht, geleistet hätten. Die Pollenmutterzellen von Chloro-

1) Nouvelles recherches p. 315.

phytum Sternbergianum liessen sich mit einer concentrirten wässerigen Sublimatlösung[1]) ziemlich gut, wenn auch weniger gut als mit absolutem Alcohol, oder mit 1 % Essigsäure fixiren, zeigten aber, wie schon erwähnt, von Strahlungen auch nicht eine Andeutung.

Aus dem Umstande, dass Strahlungen im Cytoplasma während der Karyokinese bei den meisten pflanzlichen Objecten nicht sichtbar zu machen sind, wäre es aber sicher irrig zu schliessen, diejenigen Kräfte, welche diese Strahlungen hervorrufen, seien da nicht im Spiel. Schon die Wahrnehmung, dass ein und dasselbe Object je nach Umständen die Strahlung zeigt oder nicht, ohne sonstige Unterschiede aufzuweisen, lehrt überzeugend, dass die wirkende Kraft sich nur bei entsprechender Steigerung oder unter besonders günstigen Umständen durch ein deutliches Strahlensytsem im pflanzlichen Cytoplasma kenntlich machen kann. Diese Fälle dürfen aber mit Fug und Recht zur Beleuchtung der anderen dienen. Denn die Uebereinstimmung der Vorgänge lässt auch auf eine Uebereinstimmung der bei denselben thätigen Kräfte schliessen. Wir drücken dies ganz allgemein in dem Satze aus, dass bei der Kerntheilung polare Kräfte in Wirkung treten und eine Action auch auf das umgebende Cytoplasma ausüben.

An einem Präparat des protoplasmatischen Wandbelegs aus dem Embryosack von Galanthus nivalis fiel mir schon vor Jahren auf, dass die im Knäuelstadium befindlichen Zellkerne in spindelförmigen, longitudinal gestreiften Cytoplasmamassen eingebettet lagen. Ich stellte fest, dass die Richtung

1) Die Lang'sche Sublimatlösung, die ausser Quecksilberchlorid, Chlornatrium und Eisessig enthält (vergl. Bot. Practicum I. Aufl., p. 655) gab nur ganz desorganisirte Bilder.

der Streifung mit der Längsaxe der späteren Kernspindel zusammenfiel, und sprach schon damals die Vermuthung aus, dass entsprechend richtende Kräfte auf den in der Prophase befindlichen Zellkern sich geltend gemacht hätten [1]). Aehnliche Erscheinungen der Streifung beobachtete später Went im Wandbeleg der Embryosäcke von Leucojum aestivum, von Narcissus Pseudonarcissus und von Fritillaria imperialis [2]). Es schien mir wichtig, diese Beobachtungen von neuem aufzunehmen; waren dieselben doch unzweifelhaft berufen, die aus den polaren Strahlungen im Cytoplasma gezogenen Schlüsse nach einer anderen Richtung hin zu ergänzen. Es stellte sich bald heraus, dass die gewünschte Erscheinung am leichtesten im protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke von Leucojum aestivum zur Anschauung zu bringen ist, und so hielt ich mich ausschliesslich an dieses Object. Die streifigen Differenzirungen treten besonders deutlich in sehr dünnen Wandbelegen auf, in welchen die Zellkerne stärkere Vorsprünge bilden. Um die in die Prophase eintretenden Zellkerne sammelt sich Cytoplasma an, so dass gewissermassen Cytoplasmahügel am zarten Wandbeleg entstehen, in welchen die Zellkerne eingebettet liegen. Die so gegebenen Bedingungen scheinen das sich Aeussern der wirksamen Kräfte in sichtbaren Structuren zu begünstigen. Eine entsprechende Färbung des Cytoplasma trägt dann dazu bei, die Deutlichkeit dieser Structuren zu heben. Ich wandte mit besonderem Vortheil eine violette, aus Fuchsin und Jodgrün in 50 % Alcohol gemischte Lösung [3]) an, welche das Cytoplasma und

---

1) Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne p. 39; vergl. auch die Abbildung Taf. II, Fig. 121.

2) Berichte der Deut. Bot. Gesell., 1887, p. 252.

3) Botanisches Practicum II. Aufl. p. 575.

die Kernkörperchen intensiv roth, die Kernfäden mehr oder weniger stark violett tingirt. — Unsere Figur 40, Taf. III zeigt das Stadium, in welchem die Cytoplasmaansammlung an dem Zellkern sich scharf ausgeprägt hat. Der Zellkern ist in das lockere Knäuelstadium getreten; die Kernfäden verrathen deutlich queren Verlauf. Sie erscheinen grauviolett, das oder die Kernkörperchen intensiv roth gefärbt und ebenso auch das umgebende Cytoplasma. Letzteres zeigt sich um den Zellkern gleichmässig angesammelt ohne radiale Differenzirung, während mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Strahlen sich von der Ansammlung in das angrenzende Cytoplasma allseitig fortsetzen. Während sich nun die Kernfäden verkürzen und dicker werden und der Zellkern in das Stadium des lockeren Knäuels tritt, beginnt die umgebende Cytoplasmamasse sich spindelförmig zu strecken. (Fig. 41). Die Richtung dieser Streckung steht nicht in Beziehung zu der Richtung der Fäden innerhalb des Kerns. Es ist somit augenscheinlich, dass die Kernfäden diese Lage ganz unabhängig vom Cytoplasma annehmen. Wir haben ja auch thatsächlich schon erfahren, dass diese Lage der Kernfäden bedingt wird durch ihre Anordnung im Diasterstadium der Tochterkerne. Mit beginnender Streckung des Cytoplasma zur Spindelform fängt auch die longitudinale Streifung desselben an sich zu markiren. Die Pole spitzen sich ziemlich scharf zu (Fig. 41); sie liegen meist bei ihrem Sichtbarwerden gleich an zwei entgegengesetzten Stellen des Zellkerns, hin und wieder fand ich sie nach einer Seite etwas verschoben. Das Auftreten des einen Pols kann demjenigen des anderen vorauseilen; eine Theilung des erst aufgetretenen Pols und eine nachfolgende Trennung der beiden, konnte ich nicht beobachten. Die spindelförmige Cytoplasmamasse streckt sich alsbald stärker, die Pole treten warzenförmig vor

(Taf. III, Fig. 42); die streifige Differenzirung wird sehr deutlich. Der Zellkern ist noch von seiner intacten Wandung umgeben und weist in seinem Innern nur die Kernfäden und Kernkörperchen auf. Er wird allseitig von der gestreiften Cytoplasmamasse umhüllt. Um die Pole der spindelförmigen Figur zeigt sich das angrenzende Cytoplasma stärker angesammelt als um die Seiten. — Ausser den zweipoligen Cytoplasmaspindeln kommen in manchen Präparaten auch dreipolige vor. Der Zellkern erscheint alsdann in eine Cytoplasmamasse eingebettet, deren Streifung nach drei Polen hin orientirt ist. Eine solche Figur läuft somit in drei zugespitzte Kegel aus, die sich aber meist schon von Anfang an nicht völlig gleichmässig vertheilt zeigen. Zwei Pole pflegen einander mehr oder weniger gegenüber zu stehen, der dritte liegt seitlich, entweder gleich weit von den beiden anderen entfernt (Fig. 43), oder dem einen derselben genähert. Man constatirt leicht, dass die Stellung der Pole von der Vertheilung der benachbarten Zellkerne im Wandbeleg ganz unabhängig ist. Die Stellung der Pole wird somit auch nicht bestimmt durch den Verlauf der stärkeren Cytoplasmastränge, welche die noch ruhenden Zellkerne im Wandbeleg verbinden. Die Pole der Cytoplasmaspindel können ebenso gut nach benachbarten Zellkernen gerichtet sein, als auch zwischen dieselben fallen. — Bald folgt jetzt das Stadium, in welchem die Kernwandung schwindet und die Umlagerung der Kernfäden zur Kernplatte beginnt. Dass diese Umlagerung unter dem Einfluss der im Cytoplasma differenzirten Pole erfolgt, das zeigen am besten die dreipoligen Cytoplasmaspindeln, in welchen eine deutliche Orientirung der Kernfäden nach den drei Polen hin festzustellen ist (Fig. 43)[1]). Gleich mit Auf-

---

1) Noch wesentlich deutlicher, als in den hier zur Dar-

lösung der Kernwandung tritt Cytoplasma in die Kernhöhle ein, wird aber nicht sofort in Spindelfasern umgewandelt. Die sich umlagernden Kernfäden des wandlosen Zellkerns sind jetzt von der gestreiften Masse der Cytoplasmaspindel umhüllt. Nachdem die Kernwandung geschwunden ist und das Cytoplasma in die Kernhöhlung einzudringen beginnt, fängt die Cytoplasmaspindel an sich zu contrahiren. Hierbei werden ihre polaren Theile stark ausgezogen (Fig. 44). Dann differenzirt sich die in die Kernhöhle eingedrungene Cytoplasmamasse in Spindelfasern (Fig. 44, 45). Man stellt sicher fest, dass es nicht die zuvor den Zellkern umhüllenden, schon differenzirten Cytoplasmastränge sind, welche zwischen die Kernfäden hineingezogen werden. Diese äusseren Stränge schwinden vielmehr, indem sie zugleich auseinander spreizen. Sie wölben sich im Aequator vor, um dort alsbald durchbrochen zu werden, so dass sie alsdann blind endigen. Dieser in unserer Figur 46, Taf. III dargestellte Zustand wird sehr rasch durchlaufen; an der fertigen Kernspindel ist von einer auf die Stränge der Cytoplasmaspindel zurückzuführenden Strahlung nichts mehr zu bemerken (Fig. 47). Mit voller Bestimmtheit stellt man während all' dieser Umänderung fest, dass die Pole der Cytoplasmaspindel zu den Polen der Kernspindel werden. Die Kernspindel hat nicht die Länge der zuvorigen Cytoplasmaspindel. Die Pole der Kernspindel erscheinen in Folge der eingetretenen Retraction oftmals gestreckt (Fig. 47). Trotz der nicht eben seltenen Ausbildung dreipoliger Cytoplasmaspindeln in einigen der von mir unter-

---

stellung gebrachten Figuren, erschienen die Bilder in Präparaten, die mit Eau de Javelle behandelt wurden, in welcher alle Kernfiguren in einem gegebenen Augenblick der Einwirkung mit ausserordentlicher Schärfe hervortreten.

suchten Wandbelege habe ich doch in denselben keine einzige dreipolige Kernspindel gefunden. Stets trat schliesslich das ein, was unsere Figur 45 vergegenwärtigt: der eine, seitlich gelegene Pol wurde während der Ausbildung der Kernspindel eingezogen. Dass übrigens dreipolige Kernspindeln bei Leucojum aestivum möglich sind, das zeigt schon die Angabe, die ich in meinem Zellenbuche gemacht habe [1]). Eine solche Kernspindel habe ich alsdann in meinem Aufsatz „über den Theilungsvorgang der Zellkerne" abgebildet [2]). — Auch in dem protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke anderer Pflanzen konnte ich wiederholt ähnliche Kernspindeln auffinden [3]); mit besonders zahlreichen Polen versehene Kernspindeln sind aber in pathologischen Geweben der Thiere [4]), sowie in thierischen Eiern, die durch mehr als ein Spermatozoon befruchtet wurden [5]), zur Beobachtung gelangt.

Aehnliche Differenzirungen im Cytoplasma, wie ich sie eben für den Wandbeleg der Embryosäcke von Leucojum aestivum geschildert habe, sind, wie schon erwähnt, auch in anderen Fällen gesehen worden. Die Zahl dieser Fälle ist aber eine geringe und steht es somit fest, dass die grosse Masse der pflanzlichen Objecte von solchen Differenzirungen

---

1) III. Aufl. p. 18.

2) Taf. III, Fig. 180.

3) Zellbildung und Zelltheilung III. Aufl. p. 18.

4) Besonders durch Arnold und Martin, vergl. die Literaturzusammenstellung bei Flemming, in Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung p. 288.

5) Vergl. Fol, Recherches sur la Fécondation et le commencement de l'Hénogénie p. 198 und O. u. R. Hertwig, über den Befruchtungs- und Theilungsvorgang der Eier unter dem Einfluss äusserer Agentien, Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XX (XIII) p. 120; auch separat erschienen.

nichts erkennen lässt. Die Uebereinstimmung aller sonstigen bei der Ausbildung der Kernspindel und der Kernplatte zu beobachtenden Erscheinungen führt aber zu dem sicheren Schlusse, dass das Spiel der wirksamen Kräfte bei diesen Vorgängen das nämliche sei. Was in dem einen Falle sich in sichtbaren Structuren offenbart, bleibt eben in dem anderen verborgen. Eine sichtbare Ausprägung der polaren Kräfte, die vom umgebenden Cytoplasma aus sich auf die im Knäuelstadium befindlichen Zellkerne bereits geltend machen, kommt eben nur im günstigsten Falle zur Anschauung. Es gilt in Betreff der für Leucojum aestivum hier beschriebenen Structuren das nämliche, was ich über die Strahlungen, welche Asteren bilden, gesagt habe, sie können zur Beleuchtung aller übrigen Fälle dienen. Dass dem so ist, zeigt ja schon der Umstand, dass der protoplasmatische Wandbeleg der Embryosäcke des nämlichen Leucojum aestivum die Cytoplasmaspindeln zeigen kann oder nicht. Dass je nach dieser Abweichung verschiedene Kräfte hier bei der Kerntheilung im Spiel gewesen sein sollten, ist aber wohl ausgeschlossen. Wo die Längsstreifung des die Kerne umgebenden Cytoplasma nicht zu erkennen ist, da lassen sich auch die polar wirksamen Cytoplasmamassen nicht unterscheiden, deren Action wir jetzt für jede Kerntheilung annehmen müssen. Das Verhalten von Leucojum, wo ausgeprägte Strahlung nach dem Kerne zu, meist ohne centrifugale Strahlung, im Sinne von Asteren, zu beobachten war, lehrt weiter, dass es möglich ist, dass je nach Umständen nur ein Theil der von den Polen ausgehenden Action in bestimmten Structuren sichtbar werde. Es lässt sich wohl denken, dass bei Leucojum unter den Umständen, welche die Bildung der Cytoplasmaspindeln, in den zur Beobachtung gekommenen Fällen, begünstigten, eine Ausbildung der Asteren nicht wohl

möglich war, denn die Kerne sprangen stark an dem dünnen Wandbeleg vor und die Cytoplasmamasse um dieselben fiel jenseits der Pole steil ab.

Combiniren wir aber die Beobachtungen, die wir über Strahlungen bei Pflanzen haben anstellen können, so kommen wir, wie mir scheint, zu gewissen, für die gesammte Auffassung der Karyokinese nicht unwichtigen Resultaten. Zunächst müssen wir annehmen, dass zu Beginn der Prophasen Veränderungen im Zellkern vor sich gehen, welche durch die Structur desselben allein bedingt sind. Diese Veränderungen reichen bis in das lockere Knäuelstadium hinein, bis zu dem Augenblick, wo die Kernfäden als Schleifen erscheinen, die quer zu den grössten Durchmessern der Kerne orientirt sind und die ihre Umbiegungsstellen nach dem Polfeld richten. Während dieser Umlagerungsstadien macht sich kein Einfluss vom umgebenden Cytoplasma aus geltend. Zwar sind in solchen Stadien gelegentlich schon radiale Strahlungen um den ganzen Kern beobachtet worden, doch ist es klar, dass die Anordnung der Elemente im Kern in gar keiner Beziehung zu denselben stehen kann. Dann bilden sich im umgebenden Cytoplasma die Pole aus und bestimmen bereits, nach welcher Richtung die Umlagerung der Kernfäden vor sich gehen soll. Nach den an *Leucojum* gesammelten, und allen sonstigen Erfahrungen, ist anzunehmen, dass zur Zeit, wo die Kernwandung schwindet, die Pole bereits ausgebildet sind und ihre Wirkung ausüben. Diese pflanzt sich auf die Kernfäden wie auch auf das umgebende Cytoplasma fort. Unter dem Einfluss der Pole bildet sich aus dem in die Kernhöhle eingedrungenen, eventuell auch noch polwärts anschliessenden Cytoplasma die Kernspindel aus. Die Theilungspole entstehen stets ausserhalb der Kernhöhle, was ja auch schon aus dem Umstande folgt, dass ihre Bildung der

Auflösung der Kernwandung vorausgeht. Sie können aber weiterhin, falls die Kernspindel nur geringe Höhe erlangen soll, bis in den Bereich der Kernhöhle rücken. Die Kernfäden benutzen die Spindelfasern als Stütze, um sich zur Kernplatte anzuordnen, ihre Lagerung in der Aequatorialebene wird aber durch die Action der Pole bedingt. — Die ersten Umlagerungen, welche die sich verkürzenden Kernfäden bis zum lockeren Knäuelstadium durchmachen, habe ich als solche bezeichnet, welche durch die gegebenen Structurverhältnisse der Kerne selbst, das heisst, durch die ursprüngliche Anordnung der Kernfäden in denselben bestimmt werden. In der That ist auch aus unseren Figuren 41 und 42, Taf. III, zu ersehen, dass der quere Verlauf der Kernfäden in diesem Stadium keine bestimmte Orientirung zu der die vorhandenen Pole verbindenden Linie zeigt. Erst in dem nächsten Stadium, nach Auflösung der Kernwandung, wird der Einfluss der Pole kenntlich (Fig. 43, 44, 45). Daraus soll aber nicht der Schluss gezogen werden, die Veränderung in den Kernen bis zum lockeren Knäuelstadium sei nicht von dem umgebenden Cytoplasma aus angeregt worden. Der Umstand, dass die Zellkerne des protoplasmatischen Wandbelegs der Embryosäcke zu gleicher Zeit sich theilen, spricht ja für eine solche Beeinflussung, und diese macht sich auch in verschiedenen Fällen durch eine Ansammlung von Cytoplasma um den Zellkern, ja selbst durch eine radiale Streifung dieses Cytoplasma kenntlich. Ein richtender Einfluss des Cytoplasma auf die Kernfäden ist aber auf diesem Stadium noch nicht vorhanden. Nehmen wir aber auch eine Anregung der Kerne zur Theilung durch das Cytoplasma an, so kann es sich andererseits fragen, ob es nicht die Thätigkeit der Zellkerne ist, welche das Cyto-

plasma in einen Zustand versetzt, der es zu einer solchen Gegenwirkung zwingt.

Die hier niedergelegten, aus der Beobachtung pflanzlicher Objecte gewonnenen Anschauungen über polare Wirkungen bei der Kerntheilung harmoniren, wie mir scheint, recht gut mit den bei Thieren gesammelten Erfahrungen und dürften ihrerseits auch berufen sein, die dort gewonnenen Anschauungen nach verschiedenen Richtungen hin zu ergänzen. Auffallend übereinstimmend ist der Zeitpunkt, in welchem in den Geweben höherer Pflanzen und Thiere die Action der Pole in die Kerntheilung eingreift, denn auf Grund älterer Angaben, vornehmlich von Fol, O. Hertwig und Mark, sowie eigener Untersuchungen, konnte Flemming es bereits aussprechen: dass „die Anlage der Theilungspole und eine radiale Anordnung im Zellkörper, welche zu den Polen centrisch steht, schon vorliegt, wenn die Knäuelform der Kernfigur eben erst in der Bildung ist“ [1]). Ebenso hebt es Flemming als auffallend hervor, dass die Knäuelbildung im Zellkern, welche alsbald nach dem Auftreten der Pole und Strahlungen oder vielleicht schon gleichzeitig eingeleitet wird, „so gar keine formelle Anknüpfung an jene Erscheinung erkennen lässt.“ „Denn es ist zunächst nicht eine Spur von einer dicentrischen Disposition zu finden in dem, was im Kern vor sich geht“ [2]). — Individualisirte Attractionscentren, welche den Theilungsvorgang überdauern, waren für Pflanzen nicht nachzuweisen, und die Ausbildung von Asteren blieb dort im besten Falle auf bescheidene Maasse reducirt. Meist war von einer Strahlung gar nichts zu bemerken, was ich mit der Art, wie sich

1) Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung p. 196.

2) Ebendas. p. 201.

die Zelltheilung bei den Pflanzen vollzieht, in Zusammenhang bringen möchte. Denn augenscheinlich steht die Theilung der Zellen bei den Pflanzen nicht unter dem Einfluss derjenigen polaren Kräfte, welche die Theilung der Kerne bestimmten. Sie erfolgt auch relativ spät, zu einer Zeit, wo die Spindelpole geschwunden sind und die Tochterkernanlagen meist schon in das lockere Knäuelstadium eingetreten sind. In thierischen Zellen ist hingegen vielfach eine Beziehung der Zelltheilung zu den Asteren zu constatiren und fällt dieselbe besonders in Eiern auf, wo die Asteren eine so mächtige Entwicklung erreichen. Daher mag es denn auch kommen, dass Mittel, welche in den Hertwig'schen Versuchen [1]) die Strahlungen in den Seeigeleiern herabsetzen, auch hemmend auf die Theilungsfähigkeit der Eier einwirkten. Die mangelhafte Strahlung an den Richtungsspindeln der Ascaris-Eier habe ich andererseits auch damit in Zusammenhang zu bringen gesucht, dass die Richtungsspindeln dort an der Abtrennung einer nur sehr kleinen Zelle betheiligt sind.

Wir haben gesehen, dass eine individualisirte Polsubstanz bei Pflanzen nicht nachzuweisen ist; Boveri stellt eine solche für die Richtungsspindeln von Ascaris ebenfalls in Abrede. Die „Attractionscentren" treten, nach Boveri und E. Van Beneden, in den Eiern von Ascaris erst auf späteren Entwicklungszuständen als Neubildungen auf. Es handelt sich also bei diesen „Attractionscentren" allem Anschein nach um Gebilde, die im Gegensatz zu den Zellen, Zellkernen und Chromatophoren frei entstehen können. Ob die in thierischen Zellen nachgewiesenen Polarkörperchen einmal angelegt die Kern- und Zelltheilungen stätig überdauern und als selbständige Gebilde im Cytoplasma fortbestehen, oder ob sie auch bei

1) l. c. Sep.-Ausg. p. 46, 129.

jedem Theilungsschritt schwinden können, um für den folgenden neu gebildet zu werden, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Solche Verschiedenheiten sind wohl möglich, wie denn ja auch die Nebenkerne nur einer bestimmten Zellenart, den Spermatocyten, zukommen. Diese Nebenkerne stellen aber, wie wir gesehen haben, individualisirte, mit Fadenstructur begabte Theile von Verbindungsfäden dar, welche den Theilungsvorgang überdauern, um in den nächst folgenden wieder einzugreifen. — Das Fehlen einer individualisirten Polmasse oder einer irgendwie sichtbar sich machenden polaren Action an den in Bildung begriffenen Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala, bedeutet dort andererseits noch nicht ein wirkliches Fehlen sich von den Polen aus geltend machender Kräfte. Dass diese structurell nicht immer zur Anschauung zu kommen brauchen, lehren uns ja unzählige Beispiele des Pflanzenreichs. Es folgt aus den B o v e r i'schen Beobachtungen somit nicht mit Nothwendigkeit, dass die richtenden Pole bei der Bildung der Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala wirklich fehlen und die Kernsubstanz dort selbst die Fähigkeit besitze, eine dicentrische Anordnung zu gewinnen [1]). Die hier berührten Gesichtspunkte dürfen auch bei der Beurtheilung der Erscheinungen, die sich in den Kernen der Protozoën bei der Theilung abspielen, nicht aus den Augen verloren werden, so vollkommen die Abgrenzung dieser Kerne gegen den übrigen Zellleib dort erscheinen mag. An den von R. H e r t w i g so eingehend geschilderten Kernen von Actinosphaerium Eichhorni finden wir denn auch thatsächlich, dass sich zu Beginn der Theilung polare Ansammlungen in Gestalt von homogenen Plasmakegeln bilden [2]). Die Kerne von Actinosphaerium

1) Zellen-Studien p. 75.

2) Ueber die Kerntheilung bei Actinosphaerium Eichhorni, Jenaische Zeitschrift für Naturwiss., Bd. XVII (X) p. 501.

Eichhorni bleiben aber während ihres ganzen Theilungsvorgangs scharf gegen das umgebende Cytoplasma und so auch gegen die erwähnten beiden Polkegel abgegrenzt. Bei der von Schewiakoff[1]) neuerdings studirten Euglypha alveolata bilden sich sogar deutliche Polarkörperchen an den in Theilung befindlichen Kernen und eine schwache Strahlung geht von denselben in das umgebende Cytoplasma aus. Der Kern bleibt aber nichts desto weniger während des ganzen Theilungsvorgangs durch eine Wandung gegen die Umgebung abgeschlossen. — Bei Pflanzen scheinen die während der Kerntheilung polar wirksamen Massen bei jedem Theilungsschritt neu aufzutreten und sind dieselben, wie wir gesehen haben, auch in ausgeprägtesten Fällen nicht deutlich gegen das umgebende Cytoplasma abgesetzt. — Bei Leucojum aestivum zeigen sich die Kerne des Wandbelegs der Embryosäcke zunächst von Cytoplasma gleichmässig umgeben, dann bilden sich die Theilungspole, normaler Weise zwei, an zwei annähernd opponirten Stellen der Zellkern-Oberfläche aus, ohne dass es möglich wäre, den Ursprung dieser Pole auf die Theilung einer einzigen, zuvor etwa schon vorhandenen „Attractionsmasse" zurückzuführen. Es macht vielmehr den Eindruck, als sammle sich das zuvor um den Zellkern gleichmässig vertheilte Cytoplasma an den Stellen an, die sich zu den Polen ausbilden sollen. Der Umstand, dass mehr als zwei Pole entstehen können, spricht wohl auch gegen das Vorbestehen einer individualisirten „Attractionsmasse". Gegen eine solche lassen sich auch noch Beobachtungen an anderen Pflanzen anführen, so beispielsweise diejenigen, welche ich im jungen Endosperm von Allium odorum anzustellen Gelegenheit

1) Ueber die karyokinetische Kerntheilung bei der Euglypha alveolata, Morph. Jahrb., Bd. XIII, 1887, p. 193.

hatte. Es ist nämlich bei Allium odorum relativ leicht, „Kernspindeln“ anzutreffen, die nur eine Kernplatte führen, deren Fasern aber in eine grössere Anzahl gesonderter Kegel auslaufen. Unsere Figur 34, Taf. III, führt einen extremen Fall solcher Art vor. Die Kernplatte in einer solchen Kernspindel hat eine bedeutende Flächenausdehnung und besteht aus einer relativ sehr grossen Anzahl von Segmenten. Man kann mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass diese Kernplatte das Product eines Zellkernes ist, der aus einer Verschmelzung mehrerer Zellkerne hervorgegangen ist. Die grosse Ausdehnung der Kernplatte erschwert das Zusammentreffen aller Fasern der Kernspindel in je einem Pole, und so sieht man denn diese Fasern jederseits nach mehreren Attractionscentren convergiren. Es hat also den gegebenen Verhältnissen gemäss eine Vertheilung der polaren Substanz auf mehrere Pole hin stattgefunden, deren Zahl aber an den beiden Seiten der Kernplatte nicht übereinzustimmen braucht (Fig. 34). Bei weniger ausgedehnten Kernplatten, in welchen aber immerhin die Zahl der Segmente so gross ist, dass sie auf Kernverschmelzungen hinweisen, kann andererseits nur ein Pol auf jeder Seite sich entwickelt haben, und dieser Umstand somit zeigen, dass Kernverschmelzungen nicht nothwendiger Weise eine Vermehrung der Spindelpole nach sich ziehen. An meinen Präparaten des Wandbelegs aus den Embryosäcken von Leucojum aestivum versuchte ich es, das Verhalten der Spindelpole während der Anaphasen auch weiter zu verfolgen, um auch auf diesem Wege über das Schicksal der Polsubstanz mich aufzuklären. Nach vollendetem Auseinanderweichen der secundären Segmente, sitzen die polaren Enden der Kernspindel kegelförmig den Diastern auf (Taf. III, Fig. 48). Rasch flachen sich, während die Segmente ihre äquatorialen Enden einkrümmen, die Polkegel ab und ver-

lieren gleichzeitig ihre streifige Structur (Fig. 49). Sie erscheinen alsbald nur noch als etwas dichtere Plasmaansammlungen, deren Contouren sich in der Umgebung verlieren (Fig. 50). Während dieser Stadien wird hier auch, mehr oder weniger deutlich, eine radiale Streifung im angrenzenden Cytoplasma sichtbar (Fig. 49, 50). Nach Anlage der Kernwandung und vollzogener Trennung von den Verbindungsfäden, erscheinen die Tochterkerne annähernd gleichmässig von Cytoplasma umgeben (Taf. III, Fig. 51 und 52). Es ist somit von einer dauernden Erhaltung oder gar Theilung der polaren Substanz, wie sie von E. Van Beneden für Ascaris nachgewiesen wurde, hier nichts zu sehen.

Nach Analogie mit dem Thierreich war anzunehmen, dass die active polare Substanz auch im Pflanzenreich durch nur sehr geringe Plasmamengen vertreten sei. Auf eine solche Annahme wies ja auch im Pflanzenreiche das Dominiren der spitzen Kernspindeln, mit nach einem Punkte convergirenden Fasern, hin. Ebenso liess sich für dieselbe der Umstand anführen, dass vielfach die Pole der im Zelllumen suspendirten Kernspindeln in einen sehr dünnen Cytoplasmafaden auslaufen. Das zeigten beispielsweise einige Pole der schon citirten, mehrpoligen auf Taf. III, Fig. 34 dargestellten Spindel aus dem Endosperm von Allium odorum. Ganz auffallend konnte ich diese Erscheinung auch an den Kernspindeln im jungen Endosperm von Sambucus nigra beobachten. An den flachpoligen Kernspindeln von Spirogyra polytaeniata reichen die Spindelfasern bis an die Peripherie der suspendirten Theilungsfigur (Taf. I, Fig. 18 *a*) und endigen dort in einer nur ganz dünnen, feinkörnigen Cytoplasmaschicht. — Der Umstand, dass eben nur sehr geringe Mengen activer Polsubstanz zu erwarten waren, veranlasste mich, nach einer mir etwas verborgen gebliebenen Individualisirung

derselben, immer wieder von Neuem in den Pflanzenzellen zu suchen, doch blieb mein Suchen ohne Erfolg. Währenddem sammelte sich das Material, welches mich schliesslich dahin führte, von einem weiteren Suchen abzusehen.

Im Anschluss an die neuen bei Leucojum aestivum gesammelten Erfahrungen, lasse ich die Schilderung der Ausbildung der Kernspindel und der Kernplatte in dem protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke von Fritillaria imperialis und in den Pollenmutterzellen von Lilium folgen, um zu zeigen, wie sich für gewöhnlich diese Vorgänge in pflanzlichen Zellen abspielen.

Auch in dem protoplasmatischen Wandbelege aus den Embryosäcken von Fritillaria imperialis macht sich ein Einfluss der Pole erst geltend, wenn die quere Anordnung der Kernfäden vollzogen ist. Diese Anordnung mit deutlicher Beziehung auf das Polfeld geht somit unabhängig von den neuen Polen vor sich. Mit der Vollendung dieser Anordnung ist das lockere Knäuelstadium abgeschlossen und es beginnt die Umlagerung zur Bildung der Kernplatte. Dieser Umlagerung geht die Auflösung der Kernwandung und das Eindringen des Cytoplasma voraus, als wenn durch diese Vorgänge die Angriffspunkte für die polaren Wirkungen erst ermöglicht würden. Diese lassen sich daran erkennen, dass die Fäden jetzt bei ihrer Verschiebung Stellung nach zwei Polen nehmen. Wir sind auf die Vorgänge bei dieser Verschiebung zuvor schon eingegangen und brauchen diese Schilderung somit nicht zu wiederholen. Unter Umständen kommt es, wie wir gesehen haben, und zwar bei Fritillaria nur äusserst selten, bei anderen Objecten häufiger, vor, dass statt der fächerförmigen Verschiebung senkrecht zum Polfelde, eine solche parallel zu demselben erfolgt. Da liegen eben die neuen Pole in der das Polfeld mit der Gegenpolseite verbindenden

Linie. Von diesen sich bethätigenden Polen war an allen von mir untersuchten Fritillaria-Präparaten nichts zu sehen, doch bemerkt Went, er habe einmal auch bei Fritillaria die noch mit Kernwandung versehenen Kerne in gestreiften Cytoplasmamassen liegen sehen[1]). Die Kernfäden finden hier während ihrer Umlagerungen zur Kernplatte an einander die nöthige Stütze und können so dem von den Polen aus sich geltend machenden, richtenden Impuls folgen. Von einer Ausbildung von Spindelfasern ist auf diesem Stadium noch nichts zu sehen und treten letztere erst auf, wenn die äquatoriale Umlagerung der Kernfäden annähernd vollendet ist. Die definitive regelmässige Vertheilung in der Kernplatte wird freilich erst nach dem Auftreten der Spindelfasern vollzogen. Alsdann ziehen sich die Umbiegungsstellen der Schleifen, die theilweise noch die Aequatorialebene durchsetzten, auf die entsprechenden Seiten derselben zurück. Augenscheinlich finden die Kernfäden jetzt an den Spindelfasern den nöthigen Halt, um diese richtenden Bewegungen auszuführen. Wo die Umlagerung parallel zu dem Polfelde sich vollzog, da pflegt, nach Auftreten der Spindelfasern, noch eine Anzahl Segmente von der einen Seite der Aequatorialebene zur andern hinüber zu wandern und so eine annähernde Gleichheit der Segmentzahl zu den beiden Seiten der Aequatorialebene sich herzustellen. Die Umlagerung senkrecht zum Polfeld liefert zunächst schlankere Theilungsfiguren; da pflegen die Spindelpole bei ihrem Sichtbarwerden in dem Bereich der früheren Kernhöhle zu gelangen. Den an Leucojum gemachten Erfahrungen gemäss, die ja durch die Beobachtung von Went auch für Fritillaria unmittelbar gestützt werden, haben wir anzunehmen, dass auch bei letzterer Pflanze die Pole sich zu-

---

1) Ber. d. Deut. Bot. Gesell. 1887, p. 252.

nächst ausserhalb der Kernhöhle befanden, da sie ja zu einer Zeit schon angelegt sein mussten, wo der Kern noch seine Wandung besass. Die Spindelpole kommen hier zunächst zwischen den polwärts gestreckten Schenkeln der Kernfäden zu liegen und werden, zugleich mit den Spindelfasern, durch dieselben stark verdeckt. Die Ausbildung der Spindelfasern geht anscheinend simultan durch die ganze Kernhöhle vor sich, sie reichen gleich von Pol zu Pol. Während zur Fertigstellung der Kernplatte die Segmente sich nach der Aequatorialebene zurückziehen, werden die Spindelpole und die polaren Theile der Spindelfasern blosgelegt und treten deutlich vor. Mit allen den Vorgängen, die vom Beginn der äquatorialen Umlagerung bis zur Fertigstellung der Kernplatte sich abspielen, ist eine Verkürzung und eine entsprechende Breitenzunahme der Theilungsfigur verbunden. Die Höhe der Kernspindel steht daher dem grössten Durchmesser des ruhenden Kernes oft nicht unbedeutend nach. Im Diasterstadium (Tafel II, Figur 10) sieht man die Spindelpole als flache, stumpfe Kegel den Tochterkernen aufsitzen; im nächsten Entwicklungsstadium wird ihre Substanz undeutlich (Fig. 11). Nach der Polseite der Tochterkernanlagen gerichtete Strahlungen lassen sich hierauf öfters im angrenzenden Cytoplasma unterscheiden (Fig. 11, 12, 13).

In den Mutterkernen der Pollenmutterzellen von Lilium-Arten, etwa von Lilium bulbiferum, vollzieht sich, wie wir das schon erörtert haben, die Ausbildung des lockeren Knäuelstadiums so, dass die Kernfäden schliesslich getrennt von einander der Kernwandung anliegen. Diese ganze Umlagerung ist sicher auch hier von polarem Einfluss unabhängig. Da eine Längsspaltung der Kernfäden während dieser Umlagerung erfolgt, so lässt sich diese dem Einfluss der Pole ebenfalls nicht zuschreiben, vielmehr Kräften, die in den Kern-

fäden selbst thätig sind. Es folgt die Auflösung der Kernwandung, das Einwandern von Cytoplasma, die Ausbildung der Kernspindel. Das alles vollzieht sich hier äusserst rasch. Auf Längsschnitten durch entsprechend fixirte Antheren kann man immerhin alle erwünschten Zwischenstadien erhalten, weil hier innerhalb der Staubfäden die Kerntheilung, ähnlich wie im protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke, in einer bestimmten Richtung fortschreitet. Meist sind die an einander grenzenden Stadien nur unmerklich verschieden, so dass alle Zustände in grosser Auswahl zur Beobachtung gelangen. Während des Eindringens des Cytoplasma in die Kernhöhle werden, wie wir schon wissen, die Segmentpaare mehr oder weniger zusammengerückt; sie ordnen sich aber äquatorial zur Kernplatte erst nach Auftreten der Spindelfasern an. Der Halt, den die Kernfäden bei Fritillaria aneinander fanden, um die Orientirung nach den Polen zu vollziehen, fällt bei völliger Trennung der Segmente hier naturgemäss hinweg, daher auch das ganze Stadium der Umlagerung zur Kernplatte fehlt, das wir dort studirt haben. Erst die auftretenden Spindelfasern ermöglichen eine bestimmte Anordnung. Da die Zahl der Spindelfasern der Zahl der Segmentpaare entspricht, die Zahl der letzteren aber vor derjenigen der Spindelfasern gegeben ist, so möchte man annehmen, durch die Zahl der Segmentpaare werde diejenige der Spindelfasern bedingt. Auch konnte ich feststellen, dass von Anfang an nur ein Segmentpaar einer Spindelfaser anhaftet und dass die unregelmässige Vertheilung der Segmentpaare es mit sich bringt, dass auch die Spindelfasern bei ihrem Auftreten weniger regelmässige Vertheilung wie später zeigen. Es muss somit eine Wechselwirkung zwischen Kernfäden und Spindelfasern bestehen, welche die Richtung bestimmt, die letztere bei ihrer Anlage einschlagen. Die Bilder

solcher Zustände sind meinen älteren Figuren in den „Controversen“, Taf. II, Fig. 67 u. 68 zu entnehmen, wobei nur zu bemerken ist, dass die Spindelfasern dort schärfer hätten eingetragen werden müssen. An den Spindelfasern entlang verschieben sich nun die Segmentpaare, um in die Aequatorialebene zu gelangen und sich dort entsprechend zu orientiren. Die Spindelpole liegen sofort ziemlich weit ausserhalb der ursprünglichen Kernhöhle; die Kernspindel erfährt nach ihrer Anlage aber noch eine weitere Streckung.

Dass die „chromatischen Elemente“ den Spindelfasern anhängen und an denselben entlang gleiten, nimmt auch Flemming an[1]), und in der That genügt ein Blick auf die Figuren 15 bis 20, Taf. XXIV seiner „neuen Beiträge“, um sich hiervon zu überzeugen. Die Spindel der Spermatocyten von Salamandra „erscheint als vollkommen continuirliches Gebilde, an dem im Aequator keine Unterbrechung, nicht einmal irgend eine Differenzirung sich erkennen lässt“. Das „chromatische Fadenwerk“ liegt zunächst „oft fast ganz einseitig oder in mehreren Hauptballen der Spindel an, von diesen Hauptballen schlingen sich einzelne Fädenzüge an der Spindel entlang, scheinbar ohne bestimmte Ordnung. Wenn man von solchen Figuren ausgehend die umliegenden mustert, so findet man alle Uebergänge zu den regelmässigeren Tonnenformen“. „Es macht den Eindruck, als würde durch richtende Kräfte, die von der achromatischen Kernspindel oder ihrem Innern ausgehen, das chromatische Geschlinge über die Spindel gezerrt und gespannt und allmählich ihren Reifen entsprechend gerichtet, so dass ein chromatischer Fadenzug an einer achromatischen Faser entlang zu liegen kommt[2]). —

1) Neue Beiträge p. 433.

2) l. c. p. 407, 408.

Für Ascaris megalocephala giebt Boveri[1]) an, dass bei Ausbildung der ersten beiden Radiensysteme im Ei ein Theil der Protoplasmafibrillen, aus welchen diese Radien bestehen, auf die „Chromatinfäden" von Ei und Spermakern treffen und ohne Zweifel sich an denselben festsetzen. „Sind die chromatischen Schleifen auf diese Weise mit den beiden Polen oder vorerst nur mit einem in Verbindung gebracht, so gerathen sie in Bewegung, und man kann nun durch alle Stadien verfolgen, wie sie unter allmählicher Verdickung und Vermehrung der Protoplasmafibrillen, zwischen die beiden Pole hineingezogen werden, bis sie in der Mitte zwischen beiden zu einer auf deren Verbindungslinie senkrechten Platte zusammengeordnet sind. So entsteht das Bild der Spindel mit der chromatischen Aequatorialplatte und den Polsonnen".

Flemming und Boveri scheinen geneigt zu sein, in den herangezogenen Fällen die Kernfäden bei der Ausbildung der Kernplatte eine passive Rolle spielen zu lassen, die richtenden Kräfte in die Spindelfasern zu verlegen. Ich hingegen neige dazu, wie aus meinen Schilderungen schon folgt, die Kernfäden sich activ, doch unter dem Einfluss der Pole, an den Spindelfasern entlang in die ihnen zukommende Lage, bewegen zu lassen. Der Umstand, dass die Spindelfasern bei ihrer Entstehung auf die Kernfäden treffen, weist andererseits auf eine bestimmte Wechselwirkung zwischen den Polen und den Kernfäden hin.

Eine fortschreitende Ausbildung der Spindelfasern von den Polen gegen die Aequatorialebene war an den Beispielen, die wir den höher organisirten Pflanzen entnommen haben,

---

1) **Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala, Gesellschaft für Morph. u. Physiol. zu München, 1887,** p. 79.

nicht zu constatiren. Die Spindelfasern scheinen dort ihrer ganzen Ausdehnung nach, von einem Pol zum andern, annähernd gleichzeitig in die Erscheinung zu treten. Andererseits haben wir aber in Spirogyra zuvor schon ein pflanzliches Object kennen gelernt, in welchem der polare, ausserhalb der Kernhöhlung gelegene Theil der Spindelfasern früher gebildet wird, als der innerhalb der Kernhöhle befindliche, äquatoriale. Die Kernspindel von Spirogyra besteht denn auch thatsächlich aus zwei Hälften und knüpft sehr nahe an die von E. Van Beneden und Boveri geschilderten thierischen Kernspindeln an. Aehnlich wie in den Richtungs- und Furchungspindeln von Ascaris durchsetzen auch bei Spirogyra nur die wenigsten Spindelfasern die Aequatorialebene. Ascaris entsprechend schliessen auch bei Spirogyra die übrigen Spindelfasern an die Elemente der Kernplatte an. Kurzum die Uebereinstimmung ist eine auffallende und bietet einen instructiven Fall der Analogie dar, die sich auf entlegenen Gebieten des organischen Reiches geltend machen kann. Dass die Vorgänge bei Spirogyra mit denjenigen bei höheren Pflanzen sich nicht decken, glauben wir in überzeugender Weise gezeigt zu haben; und ähnlich gestaltet sich das Verhältniss von Ascaris zu den karyokinetischen Vorgängen bei den höheren Thieren.

Nach allen diesen Auseinandersetzungen dürfte es kaum noch von principieller Bedeutung sein, auf die Einwände einzugehen, die von mikrochemischer Seite gegen die cytoplasmatische Natur der Spindelfasern bei Pflanzen gemacht worden sind. Es ist ja klar, dass gegen Thatsachen, die durch directe Beobachtung sichergestellt sind, mikrochemische Bedenken nicht aufkommen können. Steht es fest, dass die Spindelfasern aus dem Cytoplasma hervorgehen, so könnte der Nachweis, dass sie anders reagiren, nichts an dieser

Thatsache ändern. Die abweichende Reaction würde dann eben nur zeigen, dass die Substanz des Cytoplasma bei Bildung der Spindelfasern eine Veränderung erfahren hat. Thatsächlich sind wir ja gezwungen, verschiedene stoffliche Veränderungen während der Karyokinese anzunehmen. Im Laufe der Prophasen nimmt das Chromatin auf Kosten des Linins zu, und umgekehrt sieht man während der Anaphase in den Tochterkernen das Linin zunehmen, während das Chromatin schwindet. Was an Chromatin in einem ruhenden Zellkern nachzuweisen ist, beträgt, trotz weiterer Ernährung, oft bei weitem nicht so viel, als dieser Zellkern von seinem Mutterkerne übernommen hat. Besonders auffallend tritt diese Erscheinung dem Beobachter entgegen, der die Theilung des progamen Kerns in den Pollenkörnern verfolgt. Die Producte dieser Theilung sind zunächst völlig gleichwerthig und nehmen in Jodgrün-Essigsäure eine intensive Färbung an. Während aber der generative Zellkern in dem Zustande des Knäuelstadiums verharrt und seine Tinctionsfähigkeit behält, durchschreitet der vegetative Zellkern rasch dieses Stadium und tritt in dasjenige des Gerüstwerkes ein. Dabei kann man Schritt für Schritt verfolgen, wie das Chromatin abnimmt, dass zunächst gar nicht nachweisbares Linin an dessen Stelle tritt und schliesslich der vegetative Zellkern seine Tinctionsfähigkeit mit Jodgrün fast vollständig einbüsst. — Ich habe die Erweiterung der mikrochemischen Untersuchungsmethoden des Protoplasma mit Freuden begrüsst und mich auch dahin ausgesprochen, dass ich sie für berufen halte, die Härtungs- und Färbungsverfahren in vortheilhafter Weise zu ergänzen [1]). Damit wäre aber auch der mikrochemischen Untersuchung für Fragen wie die vorliegenden die richtige

---

1) Bot. Practicum II. Aufl. p. 586.

Grenze gesteckt. Gegen morphologische Angaben, die auf gut gehärteten und gut gefärbten Präparaten beruhen, müssen an gleich sorgfältig ausgeführten Präparaten gewonnene Resultate in's Feld geführt werden; die Rückstände von Verdauungsversuchen können da nichts entscheiden. Hierzu sei übrigens auch gleich vorausgeschickt, dass diese Rückstände im vorliegenden Falle nicht einmal für das sprechen, was aus denselben erschlossen worden ist, dass sie vielmehr meine Auffassung von dem cytoplasmatischen Ursprung der Spindelfasern nur stützen. — Nachdem E. Zacharias zunächst selbst die Spindelfasern für Plastin erklärt hatte [1]), freilich um sie aus den „Plastintheilen" des ruhenden Zellkerns ab zuleiten [2]), glaubt er auf Grund neuerer Untersuchungen seine Auffassung besser begründen zu können [3]). Er fand, dass die Spindelfasern nach der Verdauung in künstlichem Magensaft kein nachweisbares Plastinresiduum wie das Cytoplasma hinterlassen, vielmehr dass sie aus verdaulicher Substanz bestehen. Zacharias erklärt seine früheren, abweichenden Resultate aus dem Umstande, dass er den Magensaft auf Alcoholmaterial einwirken liess und nicht auf frische Zellen; im ersteren Falle findet eine vollständige Verdauung der Spindelfasern nicht statt. In dem ruhenden Kerne wären verdauliche Substanzen, zumal in der Grundmasse und in den Nucleolen, vorhanden, welche Material zur Bildung der Spindelfasern liefern könnten. In den Pollenmutterzellen von

1) Ueber den Zellkern, Bot. Ztg. 1882, Sp. 662.

2) Nach Frank Schwarz, die morphol. u. chem. Zusammensetzung des Protoplasma p. 79, stimmt das Plastin des Cytoplasma ganz und gar nicht mit der Gerüst- oder Grundsubstanz des Kerns überein.

3) Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen Bot. Ztg. 1887, p. 345.

Hemerocallis seien diese Bestandtheile des Kerns jedenfalls der Masse nach ausreichend, um aus ihnen die Spindelfasern abzuleiten [1]. — Ob die Anwendung frischer Zellen die Entscheidung so schwieriger Fragen zulasse, musste mir von vornherein fraglich erscheinen, und war ich daher gleich geneigt, mehr Gewicht auf das aus Alcohol-Material gewonnene Resultat zu legen. Der Widerspruch zwischen dem frischen und dem Alcohol-Material konnte mich auch um so weniger zu Gunsten des ersteren stimmen, als Frank Schwarz inzwischen ausdrücklich hervorgehoben hatte, dass die Alcoholbehandlung auf die Verdaulichkeit des Zellkerns ohne Einfluss sei [2]) und dass es auch vollständig gleichgiltig wäre, ob man frisches oder mit Alcohol fixirtes Cytoplasma der Verdauung unterwerfe [3]). Freilich sollte es sich nach Frank Schwarz bei den Zacharias'schen Verdauungsversuchen gar nicht um Pepsinwirkungen, sondern nur um den Einfluss verdünnter Salzsäure bei höherer Temperatur handeln [4]), was ich jedoch nicht bestätigen kann. Ich stellte meine Versuche, so wie Zacharias, mit schwach salzsaurer Pepsinlösung an, um zu sehen, wie sich frisches Material in derselben verhalte. Ich operirte auch mit denselben Pollenmutterzellen, wie Zacharias, nämlich mit denjenigen von Helleborus foetidus. E. Zacharias giebt an [5]): „Die Pollenmutterzellen (mit Kernen im Spindelstadium) wurden frisch in Verdauungsflüssigkeit gebracht und nach 24 Stunden

1) Ebendas. p. 347.

2) Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasma (Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. V) p. 118.

3) l. c. p. 180.

4) l. c. p. 121.

5) Bot. Ztg. 1887, p. 346.

darin untersucht. Der Zellplasmarest sah nun stark gequollen aus, grenzte sich aber deutlich gegen den spindelförmigen Kernraum ab, in welchem ausser den stark glänzenden Elementen der Kernplatte keine geformte Substanz zu erkennen war, auch nicht nach Zusatz von Alcohol.“ Ich sah mich veranlasst, die Pollenmutterzellen von Helleborus foetidus, deren Mutterkerne im Kernplattenstadium sich befanden, nicht erst nach vierundzwanzigstündiger Einwirkung der Pepsinlösung zu untersuchen, vielmehr ihr Verhalten in dieser Lösung von Anfang an zu verfolgen. Da stellte es sich denn heraus, dass zu Beginn der Einwirkung die Spindelfasern in den Pollenmutterzellen stellenweise sichtbar sind, sehr bald aber ihre Desorganisation beginnt; sie fliessen zusammen, Vacuolen treten zwischen ihnen auf, und nach Ablauf von etwa anderthalb Stunden ist in fast sämmtlichen Pollenmutterzellen von den Spindelfasern nichts mehr zu erkennen. Das gesammte Cytoplasma ist aldann bereits desorganisirt und die gequollenen Elemente der Kernplatte liegen, mehr oder weniger stark aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben, in demselben. Nach vierundzwanzig Stunden hat man dann in der That ein Bild vor sich, wie es Zacharias beschreibt. Setzt man hingegen dieselben mit Alcohol fixirten Pollenmutterzellen der Einwirkung der nämlichen Pepsinlösung aus, so sind, selbst bei Anwendung höherer Temperatur, auch nach 48 Stunden die Spindelfasern, wenn auch in gleichem Maasse wie der übrige Zellkörper reducirt, noch da. Ganz entsprechende Resultate erhielt ich mit Pollenmutterzellen von Fuchsia hybrida Hort. Frisches Material mit Kernspindeln zeigt in Pepsinlösungen überhaupt die Spindelfasern nicht, lässt aber wohl innerhalb eines hellen Raumes die Kernplatten-Elemente erkennen. Alcohol-

Material verhält sich wie bei Helleborus. Am schönsten waren die Resultate, die mir Alcohol-Material der Pollenmutterzellen von Lilium bulbiferum ergab, als ich dasselbe in der Pepsinlösung zunächst zwei Tage lang bei Temperaturen von ca. 30° C. und dann wochenlang bei Zimmertemperatur stehen liess. Die Elemente der Kernplatte waren alsdann aus den Kernspindeln vollständig herausgelöst, letztere aber nur so weit verblasst und reducirt, wie das umgebende Cytoplasma. Querschnitte der Antheren so behandelt und in Glycerin aufbewahrt, lieferten ausserordentlich schöne Präparate. Sehr instructiv war es auch, solche Stadien in Vergleich zu ziehen, welche vor der Behandlung die Segmentpaare noch innerhalb der geschlossenen Kernhöhle an der Kernwandung vertheilt zeigen. Da liess sich denn von den Segmentpaaren nichts mehr in der Kernhöhle erkennen, nur das Kernkörperchen zeigte sich eventuell in Resten erhalten und nur wenige zarte Cytoplasmafäden konnten ausserdem die Kernhöhle durchsetzen. Die Masse dieser Cytoplasmafäden, das war jetzt recht deutlich, stand in gar keinem Verhältniss zu der Masse der Fasern der späteren Kernspindel. Das Cytoplasma erschien ebenso verblasst wie in den zuvor erwähnten Präparaten; die Kernwandung erhalten, doch in gleichem Maasse reducirt. — Controllversuche, die ich mit ein- und zweiprocentiger Salzsäure anstellte, ergaben bei gleicher Zeitdauer und Temperatur viel unvollkommenere Resultate; es gelang mir auf diesem Wege, nur theilweise die Kernfäden aus den Pollenmutterzellen von Lilium zu entfernen.

Werth schien es mir, die Pollenmutterzellen auch der Trypsinverdauung auszusetzen, denn nach Frank Schwarz wird der Zellkern im Trypsin nach längerer Einwirkung vollständig

verdaut und gelöst [1]), während vom Cytoplasma wie bei der Pepsinverdauung [2]) ein unverdauter Rest zurückbleibt [3]). Ich stellte mir dieselbe Kühne'sche Trypsinlösung wie Frank Schwarz her, indem ich von Dr. Grübler bezogenes, getrocknetes Pankreas zu diesem Zweck verwandte. Ein Gewichtstheil getrocknetes Pankreas wurde mit 5 bis 10 Gewichtstheilen 1 $^0/_{00}$ Salicylsäure 3 bis 4 Stunden bei 40 ° C. stehen gelassen, durch ein Leinenläppchen und nach der Abkühlung durch Papier filtrirt. Mit frischem Material der Pollenmutterzellen war auch bei Trypsineinwirkung nichts zu erreichen, die Resultate entsprachen annähernd den in der Pepsinlösung. Instructiv wurde hingegen die Behandlung des Alcoholmaterials. Zu den Versuchen dienten die Pollenmutterzellen von Helleborus foetidus und von Lilium bulbiferum und erzielte ich auch hier mit letzteren die besten Resultate. Am wirksamsten erwies sich die Trypsinlösung, als ich sie mit Soda schwach alkalisch gemacht hatte. Die Präparate wurden im Wärmeschrank bei 36 bis 40 ° C., zum Theil tagelang, gehalten. Durch etwa 48stündige Einwirkung der Lösung gelang es, die Elemente der Kernplatte vollständig aus den Kernspindeln herauszulösen, während die Spindelfasern vollkommen erhalten und nur in demselben Maasse wie das übrige Cytoplasma reducirt erschienen. Die Präparate glichen im Wesentlichen den mit Pepsin lange behandelten. In Glycerin aufbewahrt, dem etwas Bismarckbraun zugesetzt war, zeigen sie die Spindelfasern und den übrigen Cytoplasmakörper nur ganz schwach tingirt und stechen auf-

---

1) l. c. p. 118.
2) l. c. p. 121.
3) l. c. p. 180.

fallend von Präparaten ab, die der verdauenden Flüssigkeit nicht ausgesetzt waren und die bei gleicher Tinktion die Kernplatte mit intensiver Farbe hervortreten lassen. Aus Pollenmutterzellen nächst jüngerer Stadien löst das Trypsin die an der Kernwandung vertheilten Segmentpaare rasch heraus, so dass nur die leeren Kernhöhlen, eventuell den Nucleolus und einige zarte Cytoplasmafäden enthaltend, zurückbleiben. — Versuche mit anderen von Frank Schwarz empfohlenen Reagentien, durch welche partielle Lösungen der Kernsubstanz zu erzielen sind, ergaben, auf das Alcoholmaterial der Pollenmutterzellen von Lilium angewandt, nur wenig befriedigende Resultate und wurden daher nicht fortgesetzt. Mit schwefelsaurem Kupfer beispielsweise, welches von Frank Schwarz besonders empfohlen wird, um das Chromatin allein zu entfernen, die übrige Substanz der Zellkerne zu fixiren, erreichte ich vornehmlich nur ein schärferes Hervortreten der Spindelfasern. Zu alledem muss übrigens bemerkt werden, dass auch die Einwirkung der schwach sauren Pepsinlösung und der schwach alkalischen Trypsinlösung auf die mit Alcohol fixirten Zellkerne verschiedener Pflanzen und verschiedener Gewebe derselben Pflanze nicht völlig übereinstimmend ausfiel. So widerstanden diesen Flüssigkeiten die Zellkerne der Antherenwandung von Lilium weit mehr als diejenigen der Pollenmutterzellen. Die Zellkerne im jungen Endosperm von Allium odorum wurden umgekehrt in Trypsinlösung weit schwerer verdaut als die der umgebenden Blüthe. In den Zellkernen des Endosperms von Allium odorum kam es mit der angesäuerten Pepsinlösung gar nicht zur Accentuirung von Differenzen, alle Theile erfuhren annähernd gleiche Reduction, und so auch verhielten sich die Zellkerne meiner sowohl mit Alcohol als auch mit 1 % Chromsäure fixirten Spirogyren.

Durch die an den Pollenmutterzellen von Helleborus, Fuchsia und Lilium mit den verdauenden Flüssigkeiten erzielten Resultate werden aber meine Angaben über den Ursprung der Spindelfasern nur gestützt.

VIII. Die Trennung der secundären Segmente.

Ich komme auf diesen Punkt nur zurück, weil eine kleine Correctur in meinen früheren Angaben nothwendig ist, auf welche ich aber einiges Gewicht legen muss.

Wo das Auseinanderweichen der Segmentpaare so einfach sich vollzieht wie beim ersten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen von Lilium, da macht die Deutung des Vorgangs keine Schwierigkeit. Bei Lilium haben die zur Kernplatte angeordneten Segmentpaare die Gestalt eines **Y**, dessen Fuss nach der Aequatorialebene, dessen Schenkel nach den Polen gerichtet sind. Die Schenkel liegen einer Spindelfaser in entgegengesetzter Richtung an. Mit beginnendem Auseinanderweichen trennen sich die beiden secundären Segmente auch im Fuss des **Y**, bleiben aber mit ihrem äquatorialen Ende aufeinander gestützt und benutzen dasselbe gewissermaassen als Charnier, um die Trennungsbewegung auszuführen [1]. Während derselben krümmen sich ihre polaren Enden hakenförmig ein und weiterhin werden sie **U**-förmig.

In den Zellkernen des Wandbelegs aus dem Embryosacke von Fritillaria imperialis und in anderen entsprechenden Fällen wird, wie auch in dieser Arbeit wiederholt schon be-

1) Vergl. die Beschreibung und die Abbildungen in Controversen p. 31 und Taf. II, Fig. 72 und 73.

rührt wurde, die Kernplatte gebildet aus einer doppelten Lage von primären, zu den beiden Seiten der Aequatorialebene angeordneten Segmenten. Diese Segmente sind an dem *einen Ende hakenförmig umgekrümmt. Die inneren richten* ihr gerades Ende nach den Polen, die randständigen mehr oder weniger stark nach aussen. Nachdem die Längsspaltung der Segmente erfolgt ist, beginnt das Auseinanderweichen ihrer Hälften. Da habe ich mich denn überzeugt, dass auch dieses Auseinanderweichen sich im Wesentlichen ebenso wie dasjenige der Segmentpaare in den Pollenmutterzellen von Lilium vollzieht. Anknüpfungspunkte für dieses Urtheil gewinnt man, wenn man ein wandständiges, stark nach aussen geneigtes Segment der Kernplatte der Fritillaria mit einem Segmentpaar in der Kernplatte von Lilium vergleicht. Wie in dem betreffenden Falle von Lilium die Segmentpaare zunächst an ihren dem Innern der Kernplatte zugekehrten Enden auseinanderweichen, so auch erfolgt bei Fritillaria die Trennung in den peripherischen Segmenten zunächst an den inneren Enden. Die nach aussen gekehrten Enden der randständigen Segmente in der Kernplatte von Fritillaria entsprechen aber den polwärts gerichteten Enden der inneren Segmente. Dem gemäss müssen die durch Längsspaltung der inneren Segmente entstandenen Segmentpaare an ihren zunächst polwärts gerichteten Enden am längsten in Zusammenhang bleiben. Die verschiedene Orientirung der primären Segmente in der Kernplatte ist es somit, welche hier, und in anderen entsprechenden Fällen, die Complication des Bildes veranlasst. Während die randständigen, nach der Aequatorialebene geneigten Segmente ganz ähnlich auseinanderklappen wie die Segmentpaare in der Kernplatte von Lilium, müssen die polwärts gerichteten Enden der inneren Segmente während der Trennung in die Aequatorialebene gezogen

werden. Das nach aussen gerichtete Ende der randständigen Segmente, das polwärts gerichtete, entsprechende Ende der inneren Segmente, wird aber übereinstimmend zu dem äquatorwärts gerichteten Ende der secundären Segmente [1]). Beim Auseinanderklappen der randständigen Segmente erfolgt, wie an den sich trennenden Segmentpaaren von Lilium, eine hakenförmige Umkrümmung des nunmehr polwärts gerichteten Endes. Beim Auseinanderweichen der inneren Segmentpaare wird das für den nächsten Pol bestimmte secundäre Segment aus J-förmig zunächst U-förmig, dann S-förmig und schliesslich ſ-förmig. Das für den entgegengesetzten Pol bestimmte, zunächst ja ebenfalls J-förmige Schwestersegment streckt sich mehr oder weniger gerade, um sich dann wieder an seinem, dem neuen Pol zugekehrten Ende hakenförmig einzukrümmen. Die beiden Schwestersegmente bleiben bis zuletzt mit denjenigen Enden verbunden, welche dem im Muttersegment polwärts gerichteten Ende entsprechen. Diese Enden werden an den Tochtersegmenten zu den äquatorialen. Die Umkrümmungsstellen der das U-förmige Stadium durchmachenden, an ihrer Ursprungsseite verbleibenden secundären Segmente bilden zwei zur Aequatorialebene parallele Ebenen, die sich ziemlich scharf in den Bildern zeichnen. Der Raum zwischen diesen beiden Ebenen erscheint aber in gerader Richtung von denjenigen secundären Segmenten durchsetzt, welche die Aequatorialebene passiren, um sich an den entgegengesetzten Pol zu begeben. Damit dürfte im Wesentlichen eine Uebereinstimmung meiner Angaben mit denjenigen von Heuser [2]) und Guignard [3]) erzielt sein.

1) Entgegen meinen früheren Angaben, Controversen p. 13 ff.

2) l. c. p. 87.

3) Nouvelles recherches p. 341.

Der kurze, äquatoriale Schenkel der primären Segmente wird somit zum polwärts gerichteten der secundären Segmente bei der Theilung der Zellkerne aus dem protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke von Fritillaria. Wie wir gesehen haben, lässt sich dieser Vorgang auch ohne Weiteres an denjenigen bei Trennung der Segmentpaare während des ersten Theilungsschrittes in den Pollenmutterzellen von Lilium anschliessen. Dieses Verhalten dürfte somit ziemliche Verbreitung für die Gewebe der höheren Pflanzen beanspruchen. In den Geweben höherer Thiere kommt hingegen wohl ein etwas abweichender Vorgang vorwiegend zur Geltung [1]). Die Segmente haben dort alle die Neigung, sich im Stadium der Kernplatte, des Muttersternes, mehr oder weniger in der Aequatorialebene zu lagern und ihre Längshälften weichen alsdann an der nach der Mitte der Figur gerichteten Umbiegungsstelle zunächst auseinander. Sind, wie häufig, die beiden Schenkel der primären Segmente gleich lang, so bleiben die beiden secundären Segmente während ihrer Trennung mit beiden Schenkelenden auf einander gestützt. Ist der eine Schenkel kürzer, so bleibt der Contact nur an den längeren Schenkelenden bestehen. In beiden Fällen werden die dem ursprünglichen Schleifenwinkel des primären Segments entsprechenden Schleifenwinkel der secundären Segmente den Spindelpolen zugekehrt. Eine neue Umbiegung braucht dort nicht zu erfolgen. Der von Rabl gemachte Versuch, eine volle Uebereinstimmung in der Art der Umordnung der secundären Segmente in Thier- und Pflanzen-

---

1) Vergl. Rabl l. c. p. 269 ff. Die Schemata Taf. XII, Fig. 6, 7, 8 u. 9. Flemming, Neue Beiträge, die Schemata unter A Taf. XXVI; E. Van Beneden, Nouvelles recherches Taf. VI, Fig. 7 bis 9.

zellen herzustellen, lässt sich somit nicht durchführen. Es handelt sich aber schlechterdings nur um untergeordnete Differenzen; als maassgebende Uebereinstimmung bleibt die Längsspaltung der primären Segmente und Vertheilung der Schwestersegmente auf die beiden Pole. Uebereinstimmend sieht man auch die secundären Segmente sich mit einer Umbiegungsstelle nach den Polen zu bewegen, ganz abgesehen davon, welcher Art der Ursprung dieser Umbiegung ist.

Doch auch innerhalb dieser Grenzen gilt die Uebereinstimmung zunächst nur für die Wirbelthiere auf der einen, die höher organisirten Pflanzen auf der anderen Seite. Bei den niederen Pflanzen und Thieren können uns andere Erscheinungen bei der Trennung der Segmenthälften entgegentreten. Bei Spirogyra findet keinerlei Umlagerung bei dieser Trennung statt. Die Muttersegmente sind bereits so in der Kernplatte angeordnet, dass sie ihre Längshälften den beiden Polen zukehren, und nun rücken diese als Tochtersegmente, ohne weitere Lagenänderung zu erfahren, einfach aus einander. Eigen ist die Uebereinstimmung, die sich auch in diesem Punkte zwischen Spirogyra und den Richtungsspindeln der Ascaris ergiebt, eine Uebereinstimmung, die durch die sonstigen Analogien des Baues jedenfalls bedingt wird.

Hervorzuheben ist aber, dass auch in diesen, von den höheren Pflanzen und Thieren abweichenden Fällen, die Tochtersegmente durch Längsspaltung aus den Muttersegmenten hervorgehen, Uebereinstimmung somit in demjenigen Vorgang herrscht, in dem wir den Höhepunkt der mitotischen Kerntheilung zu erblicken haben. Wie weit diese Uebereinstimmung abwärts reicht, werden freilich erst weitere Untersuchungen zu zeigen haben.

IX. Auflösung der Kernkörperchen.

Im Knäuelstadium der Zellkerne, je nach dem Objecte etwas früher oder später, lösen sich die Kernkörperchen auf. In den Zellkernen aus dem protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke und des jungen Endosperms von Fritillaria imperialis wird der Kernsaft dadurch tingirbar [1]). Aehnliches lässt sich in den Zellkernen des Wandbelegs der Embryosäcke und des Endosperms von Allium odorum, Helleborus foetidus, Dictamnus albus, sowie anderer Pflanzen beobachten, während es auch Objecte giebt, an welchen diese Färbung des Kernsaftes nicht erfolgen will. So gelingt dieselbe auch nur schwer in den Zellkernen aus dem Wandbeleg der Embryosäcke von Galanthus nivalis, Leucojum aestivum, Hyacinthus orientalis, ungeachtet dieselben auffallend grosse Kernkörperchen besitzen. Ich hatte seinerzeit bei Galanthus nivalis beobachtet, dass Substanztheile des Nucleolus den Kernfäden anhaften [2]). Eine directe Aufnahme der Nucleolarsubstanz in die Kernfäden, die um jene Zeit in aufeinander folgende Chromatin- und Lininscheiben bereits differenzirt sind, war ich trotzdem nicht geneigt anzunehmen. Als wahrscheinlich stellte ich es aber hin, dass die im Kern-

---

1) Controversen p. 8.

2) Controversen p. 28; Taf. II, Fig. 46, 47.

saft gelöste Nucleolussubstanz den Kernfäden als Nahrung diene. Dieselbe Annahme machte ich für Fritillaria, bei der die Lösung der Nucleolen im Kernsaft nicht in Zweifel gezogen werden konnte. Eine der meinigen ganz ähnliche Ansicht hat alsdann Guignard vertreten [1]). Er fand bei Nothoscordum fragrans, ähnlich wie ich bei Galanthus nivalis, den Kernfäden anhaftende Nucleolen, doch hob er ausdrücklich hervor, dass eine directe Incorporation in die Kernfäden nicht anzunehmen sei, und dass die Nucleolen in den meisten Fällen sich überhaupt in freier Lage lösen [2]). Das Wiederauftreten der Nucleolen in den Tochterkernen findet nach Guignard in Contact mit den Fadenwindungen statt. Ihre Bildung fällt mit dem Zeitpunkt zusammen, wo die beiden chemischen Elemente des Kernfadens, d. h. die Chromatinkörner und das Hyaloplasma sich scheiden, und so könnte man glauben, dass die Nucleolen wenigstens einen Theil ihrer Substanz aus den Kernfäden ziehen. Sie sollen sich hierauf im Kernsafte ernähren [3]). Somit ist Guignard geneigt, die Nucleolen als einen Reservestoff aufzufassen, der sich von dem Kerngerüst zeitweilig trennt, um in dasselbe alsdann wieder aufgenommen zu werden [4]). — Went hat neuerdings dem Verhältniss der Nucleolen zu den Kernfäden speciell seine Aufmerksamkeit zugewandt [5]). Er lässt die Substanz der Kernkörperchen direct vom Kernfaden aufgenommen werden. Went findet, dass nach Behandlung der Kerne aus dem Wandbelege der Embryosäcke von Narcissus Pseudonarcissus

1) Nouvelles recherches p. 329.

2) l. c. p. 346.

3) l. c. p. 347.

4) l. c. p. 348.

5) Beobachtungen über Kern- und Zelltheilung, Ber. d. Deut. Bot. Gesell. 1887, p. 247.

mit Fuchsin-Jodgrün[1]) die Kernfäden vor Aufnahme des Nucleolus sich blaugrün, die Nucleolen roth färben. Nach Aufnahme des Nucleolus in die Kernfäden soll die Farbe der letzteren violett erscheinen und sich so während der Metaphasen, und zum Theil auch der Anaphasen, bis zu dem Zeitpunkt erhalten, wo die Nucleolen innerhalb der Tochterkerne wieder aufgetreten sind; dann färben sich die Kernfäden nur noch blaugrün. Nach Aufnahme der mit Fuchsin-Jodgrün sich roth färbenden Nucleolen soll auch im protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke von Hyacinthus orientalis, von Tulipa silvestris und von Imanthophyllum miniatum die zuvor blaugrüne Farbe der Kernfäden grünlich violett werden. — Diese W e n t 'schen Farbenreactionen könnten in der That für eine Aufnahme der Nucleolarsubstanz in die Kernfäden, oder vielleicht richtiger nur für eine Imbibition der Kernfäden mit Nucleolarsubstanz sprechen, doch verlangen sie thatsächlich eine andere Deutung. Nach eingehendem Studium dieser Verhältnisse in den Wandbelegen der Embryosäcke von Leucojum aestivum bin ich nämlich zu der Ueberzeugung gelangt, dass es sich blos um Färbungsdifferenzen handelt, die durch die verschiedene Tinctionsfähigkeit der Kernfäden in verschiedenen Entwicklungsstadien veranlasst werden. In den Kernen, die, noch von ihrer Wandung umgeben, sich im Knäuelstadium befinden, werden die Kernfäden durch die Fuchsin-Jodgrün-Lösung grauviolett, die Nucleolen intensiv roth gefärbt. Die Elemente der Kernplatte sind viel intensiver als im Knäuelstadium tingirt und erscheinen rothviolett. Es ist nun zu constatiren, dass diese Farbenänderung mit dem Kürzer- und

1) Die Zusammensetzung dieser Farblösung vergl. Controversen p. 26; oder Bot. Practicum II. Aufl. p. 575.

Dickerwerden der Kernfäden verbunden und unabhängig von der Auflösung der Kernkörperchen ist, welche oft stark verzögert werden und erst auf diese Farbenänderung folgen kann. Nicht selten findet man hier noch einen grossen Theil der Nucleolarsubstanz in fester Form innerhalb der Kernspindel, zwischen den zur Kernplatte angeordneten Kernfäden, vor. Die Spindelfasern nehmen bei dieser Behandlung, was ja auch nicht ohne Interesse ist, dieselbe rothe Färbung wie das umgebende Cytoplasma an. Auf Grund meiner neueren Erfahrungen erscheint es mir überhaupt unwahrscheinlich, dass die Nucleolarsubstanz, auch nach ihrer Auflösung im Kernsafte, den Kernfäden als Nahrung dienen sollte. In den eben behandelten Zellkernen aus dem Embryosacke von Leucojum aestivum ist für alle Fälle die ganze Differenzirung der Kernfäden, ihr Aufbau aus Linin- und Chromatinscheiben vollendet, bevor die Auflösung der Kernkörperchen beginnt. Dasselbe gilt für die Zellkerne aus dem protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke von Fritillaria. In dem Maasse, als die Kernfäden derselben dicker und kürzer werden, nimmt ihre Tinctionsfähigkeit zu. Diese ist aber von dem Umstande, ob die Kernkörperchen bereits gelöst sind oder nicht, unabhängig und nur an den bestimmten Entwicklungsgrad gebunden. Nicht minder werden die meist enormen Kernkörperchen der Zellkerne aus dem protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke von Galanthus nivalis erst nach vollendeter Differenzirung der Kernfäden, im Knäuelstadium, aufgelöst. Von einer der Masse des Kernkörperchens gleichkommenden Volumenzunahme der Kernfäden kann dort nicht die Rede sein [1]). Die relativ sehr kleinen Kernplatten im Wandbeleg der Embryosäcke von

---

1) Vergl. die Figuren 44 bis 48 Taf. II der Controversen.

Helleborus foetidus stehen überhaupt nicht im Verhältniss zu dem Volumen der relativ sehr grossen Kernkörperchen. Auch besitze ich ein Präparat des Wandbelegs aus dem Embryosack von Galanthus nivalis, dessen Verhalten mir geeignet erscheint, gegen die Went'schen Farbenreactionen angeführt zu werden. Dieses mit Safranin tingirte, in Dammarlack eingebettete Präparat hat sich nämlich mit der Zeit so weit entfärbt, dass es nur noch die Kernkörperchen intensiv purpurroth, die Kernfäden dagegen nur schwach rosenroth gefärbt zeigt. Ein Unterschied in der Intensität der Färbung der Kernfäden ist aber nicht zu bemerken, sie mögen nun einem Stadium vor und nach Auflösung der Kernkörperchen angehören. In den Mutterkernen der Pollenmutterzellen von Lilium schwindet das Kernkörperchen ebenfalls erst mit Auflösung der Kernwandung, nachdem das Cytoplasma in die Kernhöhle eingewandert ist, somit lange nachdem die für die Kernplatte bestimmten Segmentpaare ihre Entwicklung vollendet haben.

Nach alledem muss die Annahme, dass die Nucleolen an der Ernährung der Kernfäden betheiligt sind, unwahrscheinlich erscheinen. Es fällt der Nucleolarsubstanz vielmehr eine andere Aufgabe zu, mit der wir uns später werden zu beschäftigen haben.

X. Der Kernsaft.

Auch nach Auflösung der Kernwandung und Einwanderung des Cytoplasmas bleibt der Kernsaft innerhalb des Raumes der ursprünglichen Kernhöhle erhalten. Dieser Umstand, verbunden mit der Thatsache, dass dem eindringenden Cytoplasma gröbere Körner fehlen, dass es daher oft feinkörniger als die Umgebung erscheint, dass es weiterhin bei Umwandlung in die Spindelfasern noch feinkörniger wird, dass es endlich sich in der Kernhöhle doch nur in relativ geringerer Masse ansammelt, also weniger dicht als in der Umgebung bleibt, bringt es mit sich, dass die ursprüngliche Kernhöhle sich auch nach Auflösung der Kernwand heller im Zellkörper zeichnet. Diese Erscheinung fällt im frischen Zustande mehr als an den mit Alcohol fixirten Objecten auf, ist aber auch an letzteren direct oder nach entsprechender Behandlung zu constatiren. So lässt sich auch in den Pollenmutterzellen von Lilium die Grenze der ursprünglichen Kernhöhle des Mutterkerns an den mit Alcohol fixirten mit Safranin tingirten Präparaten unterscheiden, ungeachtet die Segmentpaare durch das eingedrungene Cytoplasma mehr oder weniger zusammengedrängt worden sind. Die früheren Umrisse des Kerns zeichnen sich alsdann in einiger Entfernung von den Segmentpaaren, genau entsprechend der Stelle, an der sich

zuvor die Kernwandung befand[1]). Nach Ausbildung der Spindelfasern vertheilt sich der Kernsaft zwischen denselben und dann ist es die ganze Kernspindel, die heller als die Umgebung erscheint. An Alcoholpräparaten treten diese Verhältnisse besonders hervor, wenn man dieselben der Einwirkung von 1 % Goldchloridlösung aussetzt. — Aus allen diesen Angaben erklärt sich wohl zur Genüge die von Zacharias betonte dauernde Abgrenzung des Zellkerns und des Cytoplasma. Die ursprüngliche Kernhöhle bleibt in der That bis zur Spindelbildung unterscheidbar, doch nur aus den eben erörterten Gründen, nicht in Folge einer dauernden Trennung von Zell- und Kernsubstanz in der Zelle. Die Augabe von Zacharias, die Abgrenzung der Kerne gegen das Zellplasma schwinde nicht, wenn dieselben in den Spindelzustand übergehen, entspricht somit dem wirklichen Thatbesand, nicht aber die weitere Behauptung, es werde dies dadurch bediugt, dass kein Zellplasma in das Kerninnere eindringe[2]). Nicht besser begründet, soweit sie auf höhere Thiere und Pflanzen erstreckt werden sollen, sind somit auch die Pfitzner'schen Sätze: „dass der Zellkern ein zu jeder Zeit vollständig selbständiges, innerhalb der Zelle gelegenes, abgeschlossenes Gebilde, die Karyokinese aber der Ausdruck eines innerhalb des Zellkerns ablaufenden Vorgangs, bei welchem keine morphologischen Bestandtheile des Zellleibes activ eingreifen“ [3]), sei. Dieser Ausspruch hat Waldeyer veranlasst, eine Uebereinstimmung zwischen der indirecten und der directen Kern-

1) Vergl. die Figuren 65 u. 66, Taf. II in meinen „Controversen“.

2) Bot. Ztg. 1887 p. 335, 348. Bot. Centralblatt 1887, Bd. XXXII, p. 59. Bot. Zeitung 1888 p. 35 u. 36.

3) Zur morphologischen Bedeutung des Zellkerns, Morphol. Jahrbuch Bd. XI, 1885, p. 17.

theilung anzunehmen. „Es giebt“, meint Waldeyer, „nur eine Art der Kerntheilung und zwar, wenn wir von dem Kernkörperchen absehen, nach dem Remak'schen Schema, wobei der Kern, wie später die Zelle, in einer bestimmten Ebene, der Theilungsebene, in zwei meist gleiche Hälften durchgeschnürt wird“ [1]). Diese Uebereinstimmung könnte ja in der That nur erwünscht sein, sie lässt sich aber mit den Thatsachen nicht in Einklang bringen. — Eine wirklich dauernde Abgrenzung der Kernsubstanz gegen den übrigen Zellleib ist im Thierreich vornehmlich, wenn nicht ausschliesslich, nur bei Protozoën gegeben, im Pflanzenreiche vielleicht aber bei solchen niederen Gewächsen, bei welchen Kern- und Zelltheilung sich unabhängig von einander abspielen. Auf diesen Punkt komme ich aber später zurück.

Bei pflanzlichen Objecten wird ganz allgemein der gesammte Kernsaft zwischen die Spindelfasern aufgenommen, so dass ich Fälle, wo dies nicht geschieht, hier zunächst vernachlässigen konnte. Thatsächlich sind aber auch Fälle letzterer Art, wenn auch selten, zu beobachten. So giebt Guignard beispielsweise an [2]), dass um die primäre Kernspindel im Embryosack von Lilium candidum ein heller Raum vorhanden ist, der nur wenig Körnchen führt und dessen Umfang dem Umriss des noch von seiner Wandung umgebenen Zellkerns entspricht. Weit extremer sind die Erscheinungen, auf welche ich schon vor längerer Zeit aufmerksam machte und die in den Eiern der Coniferen sich beobachten lassen. Die vier ersten Kerne, welche als Descendenten des Keimkerns den organischen Scheitel des Eies

---

1) Ueber Karyokinese, Deutsche med. Wochenschrift, 1886 No. 1 ff., Sep.-Abdr. p. 22.

2) Nouvelles recherches p. 328.

einnehmen, zeichnen sich durch ein sehr lockeres Gerüste und durch sehr reichlichen Kernsaft aus. Die Kernspindel, die sich weiterhin in der Kernhöhle bildet, nimmt nur einen kleinen Theil derselben ein und erscheint demgemäss von einem hellen Hof umgeben, dessen äussere Grenze der zuvorigen Lage der Kernwandung entspricht. Die Figuren 156 und 158 Taf. VI der III. Auflage meines Zellenbuches [1]) geben dieses Verhältniss genau an. Der helle Hof um die Kernspindel besteht aus körnchenfreiem, weitmaschigerem, mit Kernsaft durchtränktem Cytoplasma. Selbst die beiden Tochterkernanlagen sammt Verbindungsfäden kommen noch innerhalb des hellen Raumes, somit in dem Bereich der Kernhöhle des Mutterkerns zu liegen. Erst der sich vergrössernde Complex der die Zellplatte bildenden Verbindungsfäden und die wachsenden Kernhöhlen der Tochterkerne vermögen *schliesslich den ganzen Kernsaft des Mutterkerns in sich aufzunehmen* (l. c. Fig. 160).

Was im Pflanzenreich relativ nur selten, scheint im Thierreich verbreitet zu sein, denn helle Höfe um die Theilungsfiguren werden dort für die meisten Objecte beschrieben. Im Speciellen beschäftigte sich mit diesen hellen Höfen neuerdings Franz Tangl [2]), ein Schüler Flemming's, in einer gegen Pfitzner's Auffassung von der dauernden Abgrenzung der Kernsubstanz gerichteten Arbeit. F. Tangl hält es auch für wahrscheinlich, dass der helle Hof durch eine Vermischung des Kernsaftes mit der „Interfilarmasse" des Cytoplasma veranlasst wird [3]). Diese Auffassung dürfte durch

1) Vergl. dort unten den Text p. 47.

2) Ueber das Verhältniss zwischen Zellkörper und Kern während der mitotischen Theilung, Archiv f. mikr. Anat. 1887, Bd. XXX, p. 529.

3) l. c. p. 541, 543.

die bei Pflanzen zu beobachtenden Vorgänge sich stützen lassen.

Bei Spirogyren scheinen besondere Einrichtungen zu bestehen, um das Vermischen des Kernsaftes mit dem umgebenden Zellsafte zu verhindern. In diesem Sinne möchte ich wenigstens die Vorgänge deuten, die bei der Anlage der Spindelfasern zu beobachten sind. Bei Spirogyra polytaeniata schwillt der Zellkern, während das Kernkörperchen sich löst, bedeutend an; schwillt dann in dem Maasse ab, als sich die Spindelfasern an seinen beiden Endflächen differenziren. Bei Spirogyra nitida dringt gar das Cytoplasma in die abgeschlossene Kernhöhle ein, um dort die Spindelfasern zu bilden. Zwischen letzteren mag aber in beiden Fällen der Kernsaft der Kernhöhle festgehalten werden.

Der Kernsaft nimmt die Substanz der sich lösenden oder vielleicht nur verquellenden Kernkörperchen in sich auf und wird dadurch öfters tingirbar. Nucleolarsubstanz und Kernsaft entmischen sich aber auf späteren Entwicklungsstadien. Eigenthümliche Fälle sind mir in den Wandbelegen einiger Amaryllideen, so namentlich von Galanthus nivalis, vorgekommen, wo es schien, als wenn der Kernsaft unter Umständen nicht hätte die gesammte Masse der Nucleolarsubstanz zurückzuhalten vermocht. Das Cytoplasma mancher Präparate, des mit Alcohol fixirten, mit Safranin tingirten Materials, zeigte um die Theilungsfiguren zerstreut unregelmässige, ungleich grosse Körnchen von den Reactionen der Nucleolen. Diese Körnchen nahmen dort ab, wo die Tochterkerne sich reconstruirten, um zwischen den ruhenden Kernen ganz zu verschwinden.

XI. Die Verbindungsfäden und die Zellplatte.

In seinen Studien über „Protoplasmamechanik" behauptet Berthold, dass die Spindelfasern nicht, wenigstens nicht alle, von Pol zu Pol gehen. An mit 10 % Sodalösung behandeltem Alcoholmaterial von Hyacinthus könne man sich auf das bestimmteste davon überzeugen [1]). Ich war und bin für höhere Pflanzen zu entgegengesetzten Resultaten gelangt. Zwar kann ich die Angaben von Berthold nicht direct an Hyacinthus prüfen, da ich weder weiss, was Berthold für einen Hyacinthus, noch welchen Theil dieser Pflanze er untersucht hat. Doch sind meine eigenen Untersuchungen in diesem Punkte so zahlreich, dass sie wohl eine Verallgemeinerung gestatten. Ausser der 10 % Sodalösung habe ich vornehmlich rauchende Salzsäure angewandt und mit derselben den protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke von Fritillaria imperialis, Hyacinthus orientalis, Narcissus Pseudonarcissus, Leucojum aestivum, Helleborus viridis, junges Endosperm von Fritillaria imperialis und Allium odorum, *Pollenmutterzellen von Lilium bulbiferum, Chlorophytum* Sternbergianum und Helleborus foetidus behandelt. Das Resultat blieb stets das nämliche. Nur in Präparaten, die während der Fixirung gelitten haben, können die Spindelfasern wirklich

1) l. c. p. 201.

unterbrochen sein. Als besonders günstig erwiesen sich auch für die vorliegende Beobachtung diejenigen, früher schon erwähnten Präparate, die mehrere Wochen lang in angesäuerter Pepsinlösung gelegen hatten und aus welchen die Kernsegmente vollständig herausgelöst worden waren. Dasselbe Ergebniss, wie das hier vertretene, haben auch die Untersuchungen von Went gehabt[1]. Auch Flemming giebt für die Spermatocyten von Salamandra an, dass deren Spindel als vollkommen continuirliches Gebilde sich zeigt, an dem im Aequator keine Unterbrechung, nicht einmal eine Differenzirung sich erkennen lässt. „Allerdings", fügt Flemming hinzu, „ist die Faserung so fein und so dicht, dass es nicht möglich ist, eine Einzelfaser ganz sicher von Pol zu Pol zu verfolgen", es liesse sich somit nicht feststellen, dass die Fasern auf dieser ganzen Strecke continuell sind, aber auch das Gegentheil sei nicht zu behaupten, da sich Unterbrechungen nicht sehen lassen[2]. Noch bestimmter behauptet Carnoy[3]) die Continuität der Spindelfasern in den Kernspindeln der Arthropoden. Diese Fasern seien dort so dick, dass man sie leicht von einem Pol zum andern verfolgen könne. — In den grösseren Kernspindeln der Pollen- und Sporenmutterzellen, aber oft auch in kleineren, wie beispielsweise denjenigen im Endosperm von Sambucus nigra ist es nicht einmal nöthig, die Spindelfasern durch besondere Reagentien deutlicher zu machen, oder die Elemente der Kernplatte durch Salzsäure anquellen zu lassen, die Continuität der Spindelfasern von Pol zu Pol ist ohnedies zu sehen;

1) Berichte der Deut. bot. Gesell. 1887 p. 253.
2) Neue Beiträge p. 432.
3) Cytodiérèse des Arthropodes p. 345.

nach Behandlung mit rauchender Salzsäure springt diese Continuität sofort in die Augen.

Anders ist es nach E. Van Beneden[1]) und Boveri[2]) in den Furchungsspindeln von Ascaris megalocephala und nach Boveri auch in den Richtungsspindeln von Ascaris und in den *Hodenzellen* des Krebses[3]). Da soll die Spindel aus zwei Hälften bestehen, die nur durch die Elemente der Kernplatte zusammengehalten werden. E. Van Beneden lässt einen Theil der Spindelfasern in der Furchungsspindel von Ascaris von Pol zu Pol verlaufen[4]), und Boveri[5]) bemerkt, bei Schilderung der Vorgänge, die sich während der Anlage der zweiten Richtungsspindel von Ascaris (Typus Van Beneden) abspielen, dass letztere jedenfalls den an anderen Objecten viel schwieriger zu erbringenden Beweis liefere, „dass es Fälle giebt, in denen die Spindelfasern oder ein Theil derselben nicht continuirlich von einem Pol zum andern reichen, sondern aus zwei Hälften bestehen, die erst durch die Vermittlung der chromatischen Elemente in Zusammenhang *gebracht* werden."

Dass durch diese Befunde die für höhere Thiere, vornehmlich Wirbelthiere, gewonnenen Resultate nicht in Frage gestellt werden können, das lehrt wohl überzeugend das Verhältniss von Spirogyra zu den höheren Pflanzen. Denn bei Spirogyra ist es ebenfalls sicher festzustellen, dass die Kernspindel aus zwei Hälften besteht und dass nur die wenigsten Spindelfasern die Aequatorialebene durchsetzen. Nichts desto

1) Nouvelles recherches p. 50 ff., 60 ff.
2) l. c. p, 79.
3) Vergl. dagegen Carnoy, La Cytodiérèse chez les Arthropodes p. 320 u. 345.
4) l. c. p. 61.
5) *Zellen-Studien* p. 49.

weniger steht die Continuität der sämmtlichen Spindelfasern von Pol zu Pol für die höheren Pflanzen fest.

Berthold[1]) hält es für wenig wahrscheinlich, dass die Spindelfasern eine Bedeutung für die von den Kernfäden einzuschlagende Bewegungsrichtung haben sollten. Ihre Zahl steht nach Berthold „in gar keiner Beziehung zu der der Kernfäden, auch ist den letzteren ihre Bewegungsrichtung durch die in der Grundmasse herrschenden bipolaren Symmetrieverhältnisse zur Genüge aufgenöthigt". Für die Rechtfertigung der Annahme, dass die Spindelfasern die Kernfäden an ihre Bestimmungsorte leiten, glaube ich bereits hinlängliche Stützen aus eigenen und fremden Untersuchungen beigebracht zu haben; was die Zahl der Spindelfasern anbetrifft, so ist diese in den Pollenmutterzellen der Zahl der Segmentpaare thatsächlich gleich. Hiervon kann man sich besonders leicht in den Pollenmutterzellen von Lilium überzeugen[2]) und kann dies auch aus Guignard's und meinen Abbildungen ersehen. Wo die Spindelfasern sehr schwach markirt oder die Elemente der Kernplatte sehr zahlreich sind, da ist der Nachweis für eine Uebereinstimmung der Zahlen sehr schwer oder unmöglich. In dem Wandbelege der Embryosäcke und im Endosperm von Fritillaria imperialis gelang es mir immerhin diesen Nachweis mit ziemlicher Bestimmtheit zu führen, so dass ich es als wahrscheinlich aussprechen kann, dass bei höheren Pflanzen die Uebereinstimmung in der Zahl zwischen Kernfäden und Spindelfasern mindestens sehr verbreitet ist. Eine grössere Zahl von Spindelfasern als Kernfäden lässt sich sehr wohl mit den bekannten Theilungsvorgängen in Ein-

1) l. c. p. 202.

2) Strasburger, Controversen p. 30, Guignard giebt dies auch für die Kernspindel im Embryosack von Lilium an, Nouvelles recherches p. 325.

klang bringen, schwieriger wäre es bei diesen Vorgängen mit einer geringeren Anzahl von Spindelfasern als Kernfäden auszukommen. Solche Fälle sind aber bis jetzt auch nicht beobachtet worden. Eine grössere Zahl von Spindelfasern ist für Spirogyra, freilich also bei einem von den höheren Pflanzen abweichenden Theilungsmodus, constatirt; auf eine grössere Anzahl von Spindelfasern, bei einer mit den höheren Pflanzen übereinstimmenden Theilungsart, weisen viele Abbildungen bei Thieren hin, so beispielsweise auch die Schemata für Salamandra in Flemming's letzter Publication [1]).

Berthold [2]) giebt an, dass die Spindelfasern in dem Maasse schwinden, als die Theilhälften der Kernfäden gegen die Pole zu vorrücken, sie sollen auf keinen Fall in Beziehung zu den eigentlichen „Zellfäden" stehen. Diese letzteren treten nach Berthold erst lange nachher auf und ganz unabhängig vom alten Kern sowohl, wie von den beiden Tochterkernen. Diesen Berthold'schen Angaben entgegen kann man sicherstellen, dass in den Geweben der höheren Pflanzen die secundären Segmente längs der Spindelfasern an ihren Bestimmungsort gelangen. Die Spindelfasern verharren in ihrer Lage, wie sich das leicht durch Behandlung entsprechender Präparate mit den schon erwähnten Reagentien, am raschesten mit rauchender Salzsäure, nachweisen lässt. Diesen Weg der Beweisführung hat neuerdings auch Went eingeschlagen [3]) und das für Narcissus Pseudonarcissus erhaltene Resultat in einer Abbildung [4]) fixirt. Dieselbe zeigt die unversehrte Kernspindel, aus welcher die

1) Neue Beiträge Taf. XXVI.

2) l. c. p. 202.

3) Berichte d. Deut. bot. Gesell. 1887 p. 253.

4) l. c Taf. XI, Fig. 7.

ecundären Segmente weggelöst sind. Dieselben hatten an
wei Drittel ihres Weges nach den Polen bereits zurückge-
egt. — Dass auch für thierische Zellen vielfach ein solches
Entlanggleiten der secundären Segmente an den Spindel-
asern angenommen werden muss, das zeigen vor Allem die
Schilderung und die Abbildungen von Flemming für die
Spermatocyten von Salamandra [1]) und zahlreiche Figuren
bei Carnoy [2]).

Ueber die Ursache der Bewegung der secundären Seg-
mente längs der Spindelfasern lässt sich noch nichts be-
timmtes sagen. Die Annahme, dass dieselbe durch Plasma-
trömung vermittelt sei, ist mir auf Grund neuer
Untersuchungen unwahrscheinlich geworden. — Für die
Pollenmutterzellen von Lilium lässt sich der sichere Nach-
weis führen, dass nur eine Spindelfaser für jedes Segment-
paar vorhanden ist. Daraus folgt schon, was auch die
directe Beobachtung bestätigt, dass je zwei Schwestersegmente
sich in entgegengesetzter Richtung an derselben Spindelfaser
zu bewegen haben. Es müssten somit in jeder Spindelfaser
zwei entgegengesetzt gerichtete Ströme angenommen werden,
eine Hypothese, für welche hier alle Anknüpfungspunkte fehlen.
Ja, thatsächlich steht es fest, dass es bis jetzt an keinem
der im Leben beobachteten Objecte gelang, eine Strömung
in oder an den Spindelfasern zu sehen. Am eingehendsten
hat Platner [3]) die Hypothese einer Strömung in der Kern-
spindel für die Erklärung des Auseinanderweichens der se-

1) Neue Beiträge p. 420, Taf. XXIV Fig. 26 bis 29 und
die schematischen Abbildungen Taf. XXVI.

2) Vornehmlich in La Cytodiérèse chez les Arthropodes.

3) Die Karyokinese bei den Lepidopteren, Intern. Monats-
schrift für Anat. u. Hist., Bd. III, p. 377.

cundären Segmente zu verwerthen gesucht. Die Spindelfasern bilden nach Platner ein einziges, zusammenhängendes Stromsystem, in welchem eine circulirende Strömung herrscht. In jeder Spindelfaser lässt er nur einen Strom in constanter Richtung sich bewegen. Diese Hypothese operirt nun aber nicht allein mit unerwiesenen Strömungen, sie verlangt auch weiter den Zusammenhang aller Spindelfasern an den Polen, was bei pflanzlichen Kernspindeln, wie wir gesehen haben, nicht immer zutrifft; endlich müsste dieser Hypothese zufolge für jedes secundäre Segment eine besondere Spindelfaser vorhanden sein, was beispielsweise in den Pollenmutterzellen von Lilium sicher nicht der Fall ist.

Auf Grund meiner Beobachtungen halte ich es für wahrscheinlicher, dass die Kernfäden eigenmächtig die Bewegung nach den Spindelpolen ausführen und die Spindelfasern nur als Stütze für diese Bewegung benutzen. Greifen wir in unseren Erfahrungen zurück, so sehen wir die Kernfäden zunächst noch innerhalb der geschlossenen Kernhöhle und unabhängig von den Polen die Umlagerung ausführen, welche zur Anordnung des lockeren Knäuelstadiums führt. Durch diese Umlagerung beweisen sie aber unwiderleglich, dass sie zu selbstständigen Bewegungen befähigt sind. Bei diesen Bewegungen dient ihnen die Kernwandung als Stütze. Weiterhin führen sie, unter dem Einfluss der Pole, an einander, vielleicht auch an dem eingedrungenen Cytoplasma sich stützend, die Umlagerung nach den Polen zu aus, und schliesslich finden sie an den Spindelfasern den nöthigen Halt, um ihre definitive Anordnung zu vollziehen. Die Längshälften der Segmente stützen sich während ihrer Trennung an einander mit ihren Enden und werden so, jedenfalls auch unter polarem Einfluss, aus einander und an den Spindelfasern entlang in die richtige Lage gebracht. Die Bewegung nach den Polen

könnte endlich auch eine active, wenn auch von den Polen aus inducirte Bewegung der Kernfäden längs der Spindelfasern sein. In welcher Art man sich die Wirkung der Pole denken mag, kommt dabei zunächst nicht in Betracht, es wäre ja möglich, dass es sich dabei um einen chemischen Reiz handelt, ähnlich demjenigen, der die Plasmodien, Bacterien oder Oscillaria-Fäden veranlasst, bestimmte Bewegungsrichtungen einzuschlagen.

Anders als ich es hier versucht habe, wird von E. Van Beneden [1]) die Bewegung der secundären Segmente nach den Polen der Spindel in den Furchungsspindeln der Ascaris-Eier gedeutet. E. Van Beneden lässt die Spindelfasern sich contrahiren und die secundären Segmente nach den Polen ziehen. Mehrere Spindelfasern sind nach E. Van Beneden mit demselben Segment verbunden und hieraus soll es sich erklären, dass die secundären Segmente in eigenartig gebrochener Form sich den Spindelpolen nähern. An den Umbiegungsstellen setzen, nach E. Van Beneden, die Spindelfasern an. „Diese Thatsache", schreibt E. Van Beneden, „scheint uns in klarer Weise die Contractilität der die achromatische Spindel bildenden Fasern zu zeigen". Die Verbindungsfäden lässt E. Van Beneden aus einem achromatischen Stroma entstehen, das die secundären Segmente bei ihrer Trennung zurücklassen. Diese Verbindungsfäden sollen zwischen den Tochterkernen Meridiane beschreiben, die nicht in der Verlängerung der von den Polen ausgehenden Fasern liegen [2]). In der letzten Publication E. Van Beneden's finde ich über die Verbindungsfäden nur die Angabe, dass während

1) Nouvelles recherches p. 40 ff.

2) Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire 1883 p. 341.

des Auseinanderweichens der secundären Segmente der Raum zwischen denselben sich mit einer hellen Substanz füllt und durch die Verbindungsfäden, welche die chromatischen Elemente der beiden Tochtersterne verbinden, scharf abgegrenzt erscheint[1]). — Auch Boveri fasst das Auseinanderweichen der Tochtersegmente in der Richtungsspindel (Typus Van Beneden) des Ascaris-Eies „als das Resultat einer Contraction der an das chromatische Element sich ansetzenden Spindelfaserhälften“[2]). Während des Auseinanderweichens der Tochtersegmente werden zwischen denselben chromatische Verbindungsfäden ausgesponnen, die weiterhin allmählich schwinden. Befinden sich die Tochtersegmente schliesslich an den Spindelpolen, so erfüllen die Spindelfasern als Verbindungsfäden gleichmässig den ganzen Raum zwischen denselben, ein Verhalten, dessen Ausbildung, wie Boveri schreibt, ihm nicht ganz klar geworden ist[3]).

Aehnlich wie in den Ascaris-Eiern liegen die Verhältnisse auch bei Spirogyra polytaeniata. Die Mehrzahl der Spindelfasern setzt an die Segmente der Kernplatte an und muss beim Auseinanderrücken derselben kürzer werden. Dass diese Verkürzung durch Contraction bedingt, und die Veranlassung des Auseinanderrückens der beiden Kernplattenhälften sein sollte, muss mir für Spirogyra unwahrscheinlich erscheinen. Die Bewegung der Segmente bei Spirogyra dürfte vielmehr im ersten Augenblicke auch längs der die Aequatorialebene durchsetzenden, als Verbindungsfäden zurückbleibenden Spindelfasern erfolgen, als treibendes Moment aber der osmotische Druck hinzukommen, dessen Vorhanden-

1) Nouvelles recherches p. 73.

2) Zellen-Studien p. 47.

3) Ebendas. p. 48.

sein ich bei der Beschreibung der Spirogyra wahrscheinlich zu machen suchte. In wie weit die für Spirogyra gewonnenen Anschauungen sich, bei sonstiger Analogie, für Ascaris werden verwerthen lassen, bleibe dahingestellt, nur sei nochmals betont, dass die Vorgänge bei Spirogyra und Ascaris keinesfalls dazu dienen dürfen, die bei höheren Thieren und Pflanzen beobachteten Erscheinungen in Frage zu stellen. Sie lehren aber, dass eine weitere Untersuchung der Kerntheilungsvorgänge ausserhalb des Bereichs der höheren Pflanzen und der höheren Thiere sehr fruchtbringende Resultate verspricht und in der That schliesslich allein eine allgemeine Auffassung der karyokinetischen Vorgänge ermöglichen wird.

Für die Furchungsspindeln der Eier von Coelenteraten, Echinodermen und Mollusken ist eine Verschiebung der secundären Segmente während ihres Auseinanderweichens längs der Spindelfasern und die Erhaltung der letzteren als Verbindungsfäden angegeben worden. So geschah es im Besonderen auch von Flemming, der die Furchung der Eier bei den Echinodermen einem eingehenden Studium unterwarf[1]).

Ich bemerkte vorhin schon, dass in Präparaten, welche bei der Fixirung gelitten haben, die aus den Spindelfasern hervorgegangenen Verbindungsfäden sehr wohl im Aequator unterbrochen sein können. Gewisse Stadien vor und während der Einschaltung der secundären Verbindungsfäden zeigen sich aus später zu erörternden Gründen in dieser Beziehung besonders empfindlich. Es treten alsdann leicht Vacuolen in der Aequatorialgegend auf und veranlassen Continuitätsunterbrechungen. Solche Unterbrechungen sind in meinen auf

1) Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen III. Theil. Archiv f. mikros. Anatomie, Bd. XX, p. 25.

Taf. III dargestellten, dem protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosacks von Leucojum aestivum entnommenen Figuren 48 bis 50 zu sehen. Später, nachdem sich die Verbindungsfäden von den Kernen getrennt, an Dicke zugenommen und nach der Aequatorialebene zurückgezogen haben, werden sie resistenter, so dass sie in denselben Präparaten gut erhalten bleiben (vergl. Fig. 50, Taf. III), in welchen die Verbindungsfäden auf früheren Stadien unterbrochen sind. Stützt man nun seine Behauptung auf so veränderte Präparate, so kann man in der That leicht meinen, dass die von den Kernen getrennten Verbindungsfäden ganz unabhängig von den die Kerne zuvor verbindenden entstehen.

Die ganzen Vorgänge, welche auf die Theilung der Kernplatte folgen, wollen wir nun an einzelnen Objecten und zwar zunächst in der Endospermanlage von Fritillaria imperialis verfolgen. Die Abbildungen wurden vornehmlich einem Präparat entnommen, in welchem die erste, aus dem Wandbeleg entstandene Zellschicht zur Beobachtung vorlag. In dieser Zellschicht schritt noch der Theilungsvorgang, ähnlich wie in ungetheilten Wandbelegen, gleichmässig in einer Richtung fort. Das Präparat zeichnet sich durch überaus scharfe Safraninfärbung aus und zeigt, nach Auflösung der Kernkörperchen, auch den Kernsaft deutlich tingirt. — Während die Trennung der Segmentpaare sich vollzieht, nimmt die Theilungsfigur an Breite zu (Taf. III, Fig. 8), als wenn hierdurch Raum für das Vorbeigleiten der von beiden Seiten her kommenden secundären Segmente in der Aequatorialebene geschaffen werden sollte. Während die Umordnung der secundären Segmente sich vollzieht, treten die polaren Theile der Kernspindel viel deutlicher vor. Es hängt dies mit dem Umstande zusammen, dass die tingirbaren, stärker lichtbrechenden Bestandtheile des Kernsaftes gegen die Pole ge-

drängt werden. Die polaren Theile der Spindel sind demgemäss jetzt wesentlich dunkler wie zuvor gefärbt. Ebenso ist der Raum zwischen den Segmenten von tingirbarer Substanz erfüllt, während die Aequatorialebene heller sich zu zeichnen beginnt. Letztere Entwicklung nimmt zu, sobald sich die beiden Tochterkernanlagen vollständig getrennt haben (Fig. 10). Alsdann werden auch in der Aequatorialebene die Spindelfasern gut sichtbar, die zuvor mehr oder weniger vollständig durch die secundären Segmente verdeckt waren. — Das sich schärfere Markiren der terminalen Spindeltheile während des Auseinanderweichens der beiden Kernplattenhälften war auch bereits Guignard[1]) bei der Theilung der primären Zellkerne im Embryosack von Lilium aufgefallen. Er giebt auch an, dass sich diese Theile alsdann mit Hämatoxylin besonders lebhaft färben. Guignard möchte das aber dem Umstande zuschreiben, dass ein Theil der Substanz der Spindelfasern sich nach den Polen zurückziehe, ihr äquatorialer Theil aber sehr zart werde und an Tinctionsfähigkeit verliere. Bei Fritillaria treten zwar, wie schon erwähnt, die terminalen Spindeltheile scharf vor und werden stärker gefärbt, von einem Dünnerwerden der äquatorialen Theile ist aber nichts zu bemerken. Diese Theile erscheinen nur heller, weil die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes aus denselben zurückgezogen wurden. — Das starke Convergiren der polaren Enden der secundären Segmente bei ihrer Annäherung an die Spindelfasern hat, wie schon früher erwähnt wurde, bei Fritillaria ein strahliges Auseinanderspreizen der äquatorialen Enden dieser Segmente zur Folge. Dadurch gewinnt die ganze Theilungsfigur an Breite und erhalten die Tochterkernanlagen Sternform

1) Nouv. rech. p. 335.

Taf. II, Fig. 10). Auch das nächste Stadium (Fig. 11) zeigt ms noch den die beiden Tochterkernanlagen trennenden ıquatorialen Raum, inhaltsarm und farblos. Die Spindelfasern ind als primäre Verbindungsfäden, wie ich diese Verbindungs- äden zum Unterschied von den später hinzukommenden ennen möchte, jetzt leicht durch diesen Raum zu verfolgen, ine annähernde Zählung derselben lässt sich vornehmen und uch vielfach feststellen, dass je ein Verbindungsfaden zwei egenüberliegende Schwestersegmente verbindet, dieselben omit auch in entgegengesetzter Richtung geleitet hat. Die ingirten Bestandtheile des Kernsaftes werden immer noch wischen den secundären Segmenten festgehalten, die Spindel- ole sind auf diesem Entwicklungszustande nicht mehr nach- uweisen. Die secundären Segmente krümmen sich nunmehr lerart an der Polseite ein, dass ihre Schenkel annähernd leich lang werden, gleichzeitig beginnen diese Schenkel sich vellig hin und her zu biegen. Das hat ein Kürzerwerden ler beiden Anlagen und demgemäss auch deren weitere Ent- ernung von einander zur Folge. Gleichzeitig nehmen die rimären Verbindungsfäden an Dicke zu. Diese ihre Dicken- unahme ist augenscheinlich dadurch veranlasst, dass sie ihre olaren Enden einziehen und sich in demselben Maasse ver- türzen (Fig. 12, 13). — Während des Auseinanderweichens ler secundären Segmente drängt von den Seiten und den Polen aus Cytoplasma zwischen dieselben ein. Während der Contraction der Tochterkernanlagen bemerkt man zugleich, vie die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes zwischen die Verbindungsfäden treten und sich mit dem eingedrungenen Cytoplasma zugleich, weiter gegen die helle und noch in- ıaltsarme Aequatorialebene bewegen (Taf. II, Fig. 12, 13, 15). Gleichzeitig differenzirt sich das vordringende Cytoplasma in ecundäre Verbindungsfäden. Der nicht tingirte äquatoriale

Abschnitt wird aber zusehends schmäler. Inzwischen haben die secundären Segmente auch ihre äquatorialen Enden eingekrümmt (Fig. 14) und es ist von dem umgebenden Cytoplasma aus die Kernwandung um dieselben gebildet worden (Fig. 15). Wie früher schon, musste ich auch jetzt constatiren, dass die Kernfäden zur Zeit, wo die Kernwand auftritt, dicht zusammentreten. Die Enden der Spindelfasern werden, wie eben schon gesagt wurde, zuvor zwischen den Segmenten hervorgezogen, so dass thatsächlich nur diese in die Kernanlage eingehen. Sollten nun die Spindelfasern aus Kernsubstanz hervorgegangen sein, so wäre diese ihre vorsorgliche Entfernung aus den Kernanlagen zum mindesten eigenthümlich. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, dass die Spindelfasern bei der Kerntheilung dem Cytoplasma zufallen, und diese Thatsache ist von verschiedenen Seiten, so auch von Flemming, anerkannt worden. Flemming meint freilich, daraus dürfe nicht der Schluss gezogen werden, die Spindelfasern seien auch aus dem Cytoplasma hervorgegangen; es könnte das sehr wohl der Weg sein, auf welchem dem Zellplasma geformte Bestandtheile und mit diesen zugleich erbliche Prädispositionen vom Zellkern übertragen würden, damit die gesammte Zelle der Einflüsse der Vererbung theilhaftig werde [1]). Auch Zacharias meint, es sei „in keiner Weise einzusehen, in wiefern es wahrscheinlich ist, dass die Verbindungsfäden auch aus derjenigen Substanz entstehen, in welcher sie sich schliesslich vertheilen [2]). — Ich gebe gern zu, dass die Abgabe der Spindelfasern an das Cytoplasma kein zwingender Grund für deren cytoplasmatischen Ursprung ist, meine aber auch jetzt noch, dass sie denselben stützt. Es müsste doch

1) Neue Beiträge p. 435, 436.
2) Bot. Zeitung 1888 p. 38.

in der That befremden, dass auch die Enden der Spindelfasern aus den Tochterkernanlagen entfernt werden, falls sie zur Kernsubstanz gehörten. Auf Grund aller meiner Erfahrungen möchte ich auch heute noch annehmen, dass keine organisirten Bestandtheile des Zellkerns an das Cytoplasma abgegeben werden und dass die organisirten Bestandtheile von Cytoplasma und Karyoplasma somit dauernd geschieden bleiben. Eigenthümlich ist es, dass Zacharias, der sich so sehr bemüht, den Zellkern während der Prophasen im Clausur zu halten, sich so leicht entschliesst, einen grossen Theil seiner Substanz während der Anaphasen zu opfern. Dass auf solchem Wege das Zellplasma der Einflüsse der Vererbung theilhaftig werden sollte, lässt sich aber aus dem Grunde schon nicht annehmen, als es viele niedere Organismen giebt, bei welchen der Zellkern in der That zeitlebens gegen das Cytoplasma abgeschlossen bleibt und sicher bei der Theilung keine organisirten Bestandtheile an dasselbe abgiebt. — Während ich aber der Ansicht bin, dass organisirte Bestandtheile des Zellkerns dem Zellplasma nicht zugetheilt werden, nehme ich dies für Substanzen des Kernsaftes und der Kernkörperchen an, die aber unorganisirte Producte der Kernthätigkeit sind, die, meiner Auffassung nach, dauernd, auch von dem ruhenden Zellkern, dem Zellplasma zugeführt werden. Kernsaft und Nucleolarsubstanz bleiben freilich zunächst auch aus der Kernanlage ausgeschlossen, da diese ohne Lumen angelegt wird, sie sammeln sich aber, aller Wahrscheinlichkeit nach, alsbald wieder in derselben. Zunächst haben aber der Kernsaft und die Nucleolarsubstanz noch eine andere Function im Zelltheilungsvorgang zu vollziehen, und so sehen wir denn dieselben auch bei Fritillaria zwischen den Spindelfasern verbleiben, während die Kernanlagen mit Wandung abgeschlossen werden. Die tingirbaren Bestandtheile

des Kernsaftes nähern sich immer mehr dem Aequator und zugleich werden die primären Verbindungsfäden in ihrem äquatorialen Theile nicht unmerklich dicker als an ihren den Tochterkernen zugekehrten Enden. Es folgt bald ein Augenblick, wo die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes die Aequatorialebene erreichen und der gesammte von den Verbindungsfäden eingenommene Raum gleichmässig von denselben gefärbt erscheint. In dem gleichen Augenblicke aber wo dies geschehen, in keinem Falle früher, treten in den primären, wie den secundären Verbindungsfäden äquatoriale Knötchen auf und bilden die Zellplatte. Die Anlage derselben beginnt oft deutlich in den centralen Theilen des Fadencomplexes, um sich rasch bis an den Rand desselben zu verbreiten (Fig. 16). Es unterliegt nicht dem geringsten Zweifel, dass es sich bei der Bildung der Zellplatten-Elemente um äquatoriale Anschwellungen der Verbindungsfäden und nicht etwa um zwischengelagerte Körnchen handelt. Diese Elemente der Zellplatte will ich hier weiter als Dermatosomen bezeichnen, eine Benennung, die freilich bereits in einem andern Sinne von Wiesner[1]) gebraucht worden ist. Bald nachdem an unserem Objecte die Bildung der Zellplatte erfolgt ist, sieht man den Complex der Verbindungsfäden sich innerhalb der Aequatorialzone vorwölben, während gleichzeitig die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes von den Tochterkernen hinweg auf den äquatorialen Abschnitt der Verbindungsfäden sich concentriren (Taf. II, Fig. 17). Dieser Abschnitt weist bald allein tingirbare Substanz zwischen den Verbindungsfäden auf. Die Dicke der primären und secundären Verbindungsfäden innerhalb des äquatorialen Abschnitts hat

1) Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzber. der Wiener Acad. d. Wiss. Bd. XCIII p. 29, 1886.

sich inzwischen ausgeglichen, und die Zellplatte erscheint nunmehr sehr gleichmässig entwickelt (Fig. 17). Während sich der Complex der Verbindungsfäden seitlich weiter ausbreitet, ziehen sich die Verbindungsfäden von den Tochterkernen ganz zurück und erscheinen von diesen durch ein mit körnigem Cytoplasma erfüllten Zwischenraum getrennt (Fig. 18). Die Zahl der Verbindungsfäden nimmt gleichzeitig zu, doch werden die neuen nur in der Aequatorialzone hinzugefügt (Fig. 18). Eine Vermehrung der vorhandenen Verbindungsfäden durch Längstheilung findet nicht statt; die neuen entstehen selbstständig am Rande des Complexes und bilden gleich nach ihrer Anlage, durch locale Anschwellung, auch neue Elemente der Zellplatte aus. Nunmehr verschmelzen die centralen Dermatosomen der Zellplatte mit einander zu einer Membran. Beiderseits der jüngeren Membran bildet sich eine protoplasmatische Hautschicht aus; ist dies aber geschehen, so geben die Verbindungsfäden dort ihre Structur auf; das Plasma aber, das sie bildete, dient am Rande des Complexes zur Anlage neuer Verbindungsfäden. Dieses Plasma nimmt auch die tingirbare Substanz mit, die sich zwischen den Verbindungsfäden befand, und die sich denn auch zwischen den neu angelegten Verbindungsfäden wieder einfindet. Die Hautschicht zu den beiden Seiten der bereits fertig gestellten Membran hängt dann nur noch durch einzelne dickere Plasmastränge mit der Plasmaschicht an den Tochterkernen zusammen. Während diese Vorgänge sich zwischen den beiden Tochterkernen abspielen, ist das seitlich an den Complex der Verbindungsfäden grenzende Cytoplasma bis auf eine dünne Schicht verbraucht worden. Diese Schicht bleibt auch weiterhin erhalten und bildet einen ganz ähnlichen Verbindungsschlauch wie bei Spirogyra. Dieser Verbindungsschlauch schliesst hier freilich, zum Unterschied von

Spirogyra, die membranbildenden Elemente in seinem Innern ein. Er setzt an die Plasmamassen an, welche die beiden Tochterkerne umgeben (Fig. 19), und wird als selbständiges Gebilde besonders kenntlich, nachdem fast alles in seinem Innern befindliche Cytoplasma sich zur Bildung der Verbindungsfäden auf die äquatoriale Zone zurückgezogen hat. Ein solcher Verbindungsschlauch zeigt nunmehr linsenförmige Gestalt (Fig. 21) und stimmt auch in dieser Beziehung mit dem Verbindungsschlauch der Spirogyren so sehr überein, dass die Annahme nahe gelegt wird, dass er ähnlichen Ursachen seine Gestaltung verdanke. Es mögen denn auch hier gewisse osmotisch wirksame Stoffe des Kernsaftes sein, welche, zwischen den Verbindungsfäden festgehalten, zu einer tonnenförmigen Anschwellung des Complexes führen, ein Auseinanderweichen der Verbindungsfäden veranlassen und die Einschaltung neuer Verbindungsfäden erleichtern, die weiterhin eine fortdauernde Ausdehnung des Verbindungsschlauches bewirken uud der fortwachsenden Zellplatte den Weg bahnen. Der Verbinduugsschlauch erhält zugleich die beiden Schwesterkerne in ihrer gegenseitigen Lage innerhalb des Zelllumens. Bei unserer Fritillaria werden die beiden Schwesterkerne während der seitlichen Ausdehnung des Verbindungsschlauches nur wenig einander genähert (Fig. 16 bis 22), während dies in andern Fällen, wie wir weiter sehen werden, in auffallendem Maasse geschehen kann. Ein solcher individualisirter Verbindungsschlauch, wie der eben geschilderte, kommt aber nur in Zellen mit einem Zelllumen, das von der Scheidewand durchsetzt werden muss, zur Ausbildung. In solchen Zellen, die vom Cytoplasma ganz erfüllt sind, bleibt naturgemäss die Ausbildung eines nach aussen abgegrenzten Verbindungsschlauches aus, derselbe zeichnet sich nur mit einer inneren Abgrenzung gegen den Verbindungsfäden-Complex. Denn der

individualisirte Verbindungsschlauch stellt ja überhaupt nur das auf eine dünne Schicht reducirte, die Theilungsfigur umgebende Zellplasma vor. Demgemäss tritt er auch um so ausgeprägter in die Erscheinung, je weniger protoplasmatischen Inhalt die Zelle führt. So zeigt er sich sehr scharf markirt in der Figur 21 unserer Tafel II, die einer etwas älteren Endospermanlage von Fritillaria entnommen ist. — Nachdem sich die Verbindungsfäden von den centralen, bereits fertig gestellten Membrantheilen zurückgezogen haben, bilden die noch in Thätigkeit befindlichen einen randständigen Ring. Dieser Ring enthält jetzt allein den tingirbaren Bestandtheil des Kernsaftes und tritt daher bei entsprechend gefärbten Präparaten scharf hervor. Auf das Zustandekommen eines solchen Ringes hat Went vor Kurzem schon hingewiesen [1]) und richtige Abbildungen von demselben entworfen [2]). Dieser Ring fällt besonders, wie schon Went hervorhebt, in polarer Ansicht auf. So ist er in unserer Figur 20, Tafel II zu sehen, zu welcher bemerkt werden muss, dass sie bei verschiedenen Einstellungen entworfen wurden. Sie führt zunächst den oberen Zellkern des Paares und zwar in der Polfeld-Ansicht vor; die von diesem Zellkern ausgehenden Cytoplasmafäden sind bei einer mittleren Einstellung desselben aufgenommen; der äquatoriale Ring der Verbindungsfäden ist von seinem Ursprung an bis zur Aequatorialebene gezeichnet und die Cytoplasmafäden angegeben, die ihn mit dem Wandbeleg der Zelle verbinden. — Wo der Verbindungsschlauch bis an die Mutterzellwand gelangt ist, setzt die Scheidewand alsbald an letztere an, worauf die Verbindungsfäden dort schwinden

---

1) Beobachtungen über Kern- und Zelltheilung, Ber. d. Deut. bot. Gesell. 1887 p. 254.

2) l. c. Taf. XI, Fig. 16 bis 18.

(Fig. 21) [1]. Die anderen Ränder der Zellplatte wachsen aber noch fort, bis dass die Mutterzellwand allseitig erreicht ist (Fig. 21, 22). Alsdann ist von den Verbindungsfäden nichts mehr zu sehen (Fig. 22) und der Verbindungsschlauch löst sich in einzelne Stränge auf.

Bei der freien Korntheilung im protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke von Fritillaria imperialis kommt es wohl meist bis zur Ausbildung der Zellplatte in den Verbindungsfäden, nicht aber zur Umwandlung derselben in Membran. Ist eine Membran erzeugt worden, so ziehen sich die Verbindungsfäden doch nur äusserst selten von derselben zurück, und niemals ist ein weiteres Wachsthum an den Rändern der Zellplatten zu beobachten. Ein Wandern von tingirbarer Substanz nach der Aequatorialebene vor Anlage der Zellplatte ist auch hier zu constatiren, und eben so eine mehr oder weniger starke Anschwellung des Complexes der Verbindungsfäden. Schliesslich werden die Verbindungsfäden, die Zellplatte und auch die Membran, wo eine solche erzeugt wurde, wieder rückgebildet.

Ein trotz seiner geringen Grösse relativ sehr günstiges Object für die Sicherstellung der Thatsachen, dass die Elemente der Zellplatte durch Anschwellung der Verbindungsfäden gebildet werden, bietet das Endosperm von Sambucus nigra (Taf. II, Fig. 38); nur gilt es, entsprechend starke Vergrösserungen anzuwenden. Die Verbindungsfäden sind hier im Verhältniss dick, scharf gezeichnet und nicht allzu dicht aneinander gedrängt, was die Beobachtung erleichtert. Auf die Ansammlung tingirbarer Substanz in der Aequatorial-

1) Die Figuren 21 und 22 sind einer etwas älteren Endospermanlage entnommen.

ebene zwischen den Verbindungsfäden hat hier bereits Went hingewiesen [1]).

Eine Färbung der zwischen den Verbindungsfäden an der Zellplatte angesammelten Substanz mit Safranin, ist Went auch in den Wandbelegen der Embryosäcke von Leucojum aestivum, von Dictamnus albus, Viola tricolor und Prunus Padus, so auch im Endosperm von Allium odorum gelungen. Auch sah er diese tingirbare Substanz sich in allen diesen Fällen von den beiden Tochterkernen aus der Aequatorialebene nähern [2]). Ich selbst konnte die nämlichen Beobachtungen ausser bei den genannten Pflanzen auch noch im Wandbeleg der Embryosäcke von Helleborus foetidus anstellen.

Wir haben eben im Endosperm von Fritillaria gesehen, dass während des Auseinanderweichens der Tochtersegmente in dem zunächst darauf folgenden Stadium der äquatoriale Abschnitt der Figur besonders substanzarm erscheint. Diesen durch unsere Figuren 12 bis 16 vergegenwärtigten Zuständen bei Fritillaria entsprechen aber unsere Figuren 48 bis 50 aus dem Wandbeleg der Embryosäcke von Leucojum aestivum, welche die Verbindungsfäden im Aequator durchbrochen zeigen. Die relative Substanzarmuth innerhalb des äquatorialen Abschnittes begünstigt eben in diesem Stadium die Zerstörung der Structur beim Härten.

Die für das Endosperm von Fritillaria geschilderten Vorgänge, die im Resultat zur Bildung einer Scheidewand in den Mutterzellen führen, sind für die mit Lumen versehenen Pflanzenzellen als typische anzusehen. Berthold's entgegengesetzten Behauptungen [3]) muss ich eben die posi-

1) Ber. d. Deut. bot. Gesell. 1887 p. 257.

2) Ebendas.

3) l. c. p. 206 ff.

tiven Resultate meiner Beobachtungen entgegenhalten. Da entsprechende Abbildungen in Berthold's Buche fehlen, so fällt für mich auch ein volles Mittel der Orientirung über seine Angaben hinweg. — Hingegen wird der Vergleich der drei in Flemming's letzter Arbeit für Fritillaria imperialis publicirten Figuren mit den entsprechenden Entwicklungszuständen auf meiner Tafel lehren, dass Flemming nicht anders als wie ich gesehen hat. Nur Flemming's Bemerkung, dass zu der Zahl der aus den Spindelfasern hervorgegangenen Verbindungsfäden neue aus dem Zellplasma wahrscheinlich nicht hinzukämen [2]), kann ich nicht beipflichten. Eine solche Zunahme der Zahl der Verbindungsfäden wäre Flemming auch, falls ihm noch ältere Zustände, als wie die dargestellten, vorgelegen hätten, sicher aufgefallen.

Während bei Fritillaria eine Annäherung der Schwesterkerne während der Ausbreitung des Verbindungsschlauches nur unmerklich erfolgt, werden in der Embryoanlage von Hyacinthus orientalis die Schwesterkerne einander nicht unbedeutend genähert (Taf. II, Fig. 24, Taf. III, Fig. 25 bis 27) [3]). Besonders auffällig pflegt aber dieses Verhalten in substanzarmen Zellen zu werden, wenn ihr Durchmesser ausserdem das Vielfache des Kerndurchmessers beträgt. Einen solchen Fall führt meine Figur 29, Taf. II, aus dem Mark des Blüthenstiels von Lilium bulbiferum vor. Die Zellkerne dieser Zellen sind nur noch von geringen Cytoplasmamassen umgeben und auf feinen Fäden im Zelllumen suspendirt. In der zur Darstellung gewählten Zelle ist der Theilungs-

1) Neue Beiträge, Taf. XXV, Fig. 52—54.

2) l. c. p. 420.

3) Vergl. auch Went l. c. p. 257.

vorgang bereits ziemlich weit fortgeschritten, der Verbindungsschlauch hat sich bedeutend abgeflacht und die Schwesterkerne sind hierdurch einander so genähert worden, *dass sie der jungen Scheidewand anliegen.* Das ist die Ursache des nicht eben selten zu beobachtenden Contactes der Zellkerne mit der zuletzt angelegten Scheidewand; nothwendig ist aber dieser Contact nicht. Einen noch extremeren Fall, als der vorliegende, der aber in Gewebszellen häufig genug vorkommt, habe ich in meinem Zellenbuche [1]) für die Kernanlage von Phaseolus multiflorus beschrieben. Die Kerne jener Zellen sind relativ klein und wandständig.

In den Pollenmutterzellen von Lilium bulbiferum wandert, während die secundären Segmente des Mutterkerns auseinanderweichen, das umgebende Cytoplasma ebenfalls zwischen diese von den Seiten und den Polen aus ein. Das Einwandern erfolgt hier rascher wie in dem geschilderten Falle von Fritillaria, so dass ein substanzarmer äquatorialer Abschnitt in der Theilungsfigur gar nicht in die Erscheinung tritt. Das einwandernde feinkörnige Cytoplasma verdeckt hier daher auch mehr oder weniger die als primäre Verbindungsfäden zurückbleibenden Spindelfasern, die nichts desto weniger in guten Präparaten unschwer zu unterscheiden sind. So haben denn G u i g n a r d [2]) und ich diese primären Verbindungsfäden in übereinstimmender Weise abgebildet. Nach Behandlung mit Salzsäure treten dieselben, was auch G u i g n a r d hervorhebt [4]), besonders deutlich vor. Zwischen den primären Verbindungsfäden, deren Zahl ja

1) III. Aufl., Taf. VIII, Fig. 25 bis 35. Text p. 107.

2) Nouvelles recherches Taf. 18, Fig. 69.

3) Controversen Taf. II, Fig. 24. Die Spindelfasern sind in der Lithographie zu blass dargestellt.

4) l. c. p. 352, 353.

nur zwölf beträgt und die ziemlich weit auseinander stehen, werden aus dem eingedrungenen Cytoplasma secundäre gebildet, worauf die Elemente der Zellplatte in diesen Verbindungsfäden entstehen. Die Bildung der Zellplatte schreitet *deutlich von der Mitte gegen die Ränder hin fort.* Die an die Tochterkernanlagen anschliessenden Theile der Verbindungsfäden werden eingezogen, so dass der linsenförmige Complex nur noch einen äquatorialen Abschnitt in der Zelle einnimmt. Neue Verbindungsfäden treten am Rande dieses Complexes hinzu, bis dass der ganze Querschnitt der Zelle durchsetzt ist. Die seitliche Ausdehnung des Complexes dürfte auch hier durch ähnliche Ursachen wie bei Fritillaria veranlasst werden, wenn es hier auch nicht zu einer so scharfen Abgrenzung des Complexes gegen das Cytoplasma wie in mit Lumen versehenen Zellen kommen kann. Da *ein invidualisirter Verbindungsschlauch hier demgemäss auch* nicht die Schwesterkerne verbindet, so kann er auch nicht eine Annäherung derselben an die junge Scheidewand veranlassen. Diese Annäherung unterbleibt denn hier, so wie in anderen diesen entsprechenden Fällen. Die Bildung der Membran aus der Zellplatte schreitet, wie die Anlage jener, von der Mitte gegen die Peripherie fort.

Die Zahl der Spindelfasern beträgt bei Lilium, wie wir gesehen haben, zwölf, und dem entsprechend ist auch die Zahl der primären Verbindungsfäden während des Auseinanderweichens der secundären Segmente. Weiterhin wächst die Zahl der Verbindungsfäden, wie jedes gute Präparat zeigt, wohl auf Hunderte. Daher ist es auffällig, dass Zacharias, der doch auch Pollenmutterzellen untersucht hat, bemerken kann: „Unbegründet ist jedoch die Angabe Strasburger's, dass zu den der Spindel enstammenden Verbindungsfäden,

deren neue aus dem *Zellplasma hinzugebildet* werden sollen" [1]).

Bemerkt sei zum Schlusse noch, dass die secundären Verbindungsfäden sich allen angewandten Reagentien gegenüber ebenso wie die primären, respective wie die Spindelfasern verhielten. Angestellt wurden die Versuche mit rauchender Salzsäure, mit verdauenden Flüssigkeiten, mit schwefelsaurem Kupfer, angesäuertem Blutlaugensalz mit Kochsalz und Soda, mit Kalilauge, Chlorzinkjodlösung und Eau de Javelle, endlich auch mit den verschiedensten Farbstoffen. Bei Eau de Javelle-Behandlung werden die Verbindungsfäden, so auch die Spindelfasern, zugleich mit dem umgebenden Cytoplasma aufgelöst und zeigen, falls sie zuvor mit Methylenblau tingirt worden sind, bei der Lösung auch die gleiche Verfärbung ins Röthliche wie das Cytoplasma. — In der Endospermanlage von Ornithogalum virens, vornehmlich aber von Allium odorum, wo ich die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes oft in besonders dichten Massen an der Zellplatte angesammelt fand, sah ich dieselben dann, ähnlich wie die Kernkörperchen, der Eau de Javelle länger widerstehen. Bei Allium odorum konnte es sogar vor Anlage der Zellplatte vorkommen, dass solche Bestandtheile in einiger Entfernung von der Aequatorialebene erhalten blieben. Dann stellten sie eben besonders dichte Ansammlungen der sich gegen den Aequator bewegenden tingirbaren Substanz vor.

1) Bot. Ztg. 1888, p. 38.

XII. Entstehung der Membran.

Wir haben im vorigen Abschnitt schon constatirt, dass die Membran aus äquatorialen Verdickungen der Verbindungsfäden hervorgeht und dass tingirbare Bestandtheile des Kernsaftes bei der Membranbildung eine Rolle spielen. Wir wollen diese Vorgänge jetzt eingehender in's Auge fassen. Im Augenblick ihres Auftretens erscheinen die Dermatosomen als schwache Verdickung der Verbindungsfäden. Lässt man bestimmte Reagentien respective Farbstoffe auf solche Stadien einwirken, so stellt man fest, dass sich diese Verdickungen nicht anders als die Verbindungsfäden selbst verhalten. Allmählich nimmt die Grösse der Anschwellungen an den Fäden zu und es wächst ihr Lichtbrechungsvermögen. Dabei verändert sich zugleich ihr chemisches Verhalten, so werden sie im Besonderen resistenter gegen Eau de Javelle. Gewöhnlich erreicht die Anschwellung der Verbindungsfäden auch bei maximaler Entwicklung nur ein geringes Maass, worauf die Verschmelzung der Anschwellungen zu einer zusammenhängenden Scheidewand erfolgt. Es kann aber auch in Fällen, wo der Abstand der Verbindungsfäden relativ gross ist, ein nicht unbedeutendes Auswachsen der Dermatosomen stattfinden. Sie nehmen alsdann seitlich so weit zu, bis dass sie auf einander stossen. So habe ich es unter anderm in dem protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke von

Iris sibirica gefunden. Unter Umständen kann auch bei dichter Anordnung der Verbindungsfäden ein bedeutendes Anwachsen der Dermatosomen erfolgen, so beispielsweise häufig in der Endospermanlage von Allium odorum. Alsdann entsteht aus der Verschmelzung solcher Dermatosomen zunächst eine relativ dicke, stark lichtbrechende Platte, die sich in Membran verwandelt. Die Beobachtung bei entsprechend starker Vergrösserung, mit Anwendung der besten Objective, lehrt, dass es nicht etwa Anlagerung von Substanz an die Verbindungsfäden sei, welche deren Verdickung bedingt, sondern dass es sich wirklich um eine locale Anschwellung der ganzen Masse der Verbindungsfäden handelt. Diese Anschwellungen stossen auf einander, um zu verschmelzen. Letzterer Vorgang läuft, den an lebenden Objecten gemachten Erfahrungen nach, sehr rasch ab. — Allen diesen Angaben, die mir jegliche Möglichkeit der Täuschung auszuschliessen scheinen, hält Zacharias die an lebenden Zellen, vornehmlich der Wurzelhaare von Charen angestellten Beobachtungen entgegen, denen zu Folge „die Elemente der Zellplatte nichts anderes sind als Bestandtheile des den Mutterkernrest (meinen Complex der Verbindungsfäden) umgebenden Zellprotoplasmas, aus welchem sie in ersteren einwandern“. „Die Einwanderung direct zu beobachten“, ist Zacharias „allerdings bisher nicht gelungen“ [1]).

Ueber die Rolle, welche die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes bei der Membranbildung spielen, wollen wir aber versuchen, uns noch weiter zu orientiren. Zunächst haben wir constatirt, dass die äquatorialen Verdickungen an den Verbindungsfäden erst auftreten, wenn die in Frage stehenden Bestandtheile des Kernsaftes die Aequatorialebene

1) Ueber Kern- und Zelltheilung. Bot. Ztg. 1888, p. 56.

erreichen. Das könnte die Vermuthung erwecken, Substanzen des Kernsaftes würden zur Ausbildung dieser Verdickungen gebraucht. Dagegen spricht aber der Umstand, dass die Verdickungen bei ihrer Anlage so ganz wie die Verbindungsfäden reagiren, somit allem Anschein nach aus der nämlichen Substanz bestehen. Es liegt daher wohl näher, anzunehmen, dass die betreffenden Substanzen des Kernsaftes die Dermatosomen etwa durchtränken und eine chemische Umwandlung derselben bedingen. Directe Beweise lassen sich freilich für diese Annahme nicht beibringen. Thatsache ist eben nur, dass Dermatosomen und tingirbare Bestandtheile des Kernsaftes beisammen sind dort wo Membran entsteht, und dass die Dermatosomen als Verdickungen der Verbindungsfäden auftreten. Aus den directen Beobachtungen scheint sich auch weiter zu ergeben, dass die Substanz der Verbindungsfäden wie auch des Kernsaftes bei Bildung der Scheidewand verbraucht wird. Dieses fällt besonders bei den mit Lumen versehenen Zellen auf, die einen Verbindungsschlauch ausbilden, der den Komplex der Verbindungsfäden einschliesst. Auch Went hat bereits darauf hingewiesen, dass bei andauerndem Wachsthum der Zellplatte die mit Safranin tingirbare Substanz fortwährend abnimmt [1]. Freilich ist dabei zu berücksichtigen, dass diese Substanz sich beim Wachsthum der Zellplatte auf eine immer grössere Kreislinie zu vertheilen hat und dass man nicht ermessen kann, wie viel von derselben etwa wieder den Tochterkernen zugeflossen ist. Also nur eine annähernde Schätzung giebt den Verbrauch von Substanz der Verbindungsfäden und des Kernsaftes bei der Membranbildung an. — Wie schon erwähnt wurde, schwinden die Elemente der Zellplatte bei ihrer Anlage in

1) l. c. p. 256.

Eau de Javelle zugleich mit den Verbindungsfäden. In dem Maasse, als ihr Lichtbrechungsvermögen wächst, werden sie in Eau de Javelle resistenter. Die junge Scheidewand bleibt nach Auflösung der Verbindungsfäden erhalten. Die directe Beobachtung der Einwirkung von Eau de Javelle auf Alcohol-Material bei stärkster Vergrösserung lehrt auf das Bestimmteste, dass die Membran aus der Verschmelzung der Dermatosomen direct entsteht und nicht etwa erst im Innern einer aus solcher Verschmelzung entstandenen Platte. Die Eau de Javelle ist neuerdings auch von Noll[1]) angewandt worden, um die Metamorphose nachzuweisen, welche die Cytoplasmalamellen erfahren, die in den Scheiteln von Bryopsis und Derbesia der Zellhaut als Verdickungsschichten apponirt worden. Dieselben resistiren der Eau de Javelle um so besser, je mehr sie den Cellulosecharakter bereits angenommen haben. Es handelt sich eben in beiden Fällen um identische Vorgänge. — Den Verdauungsflüssigkeiten widerstehen, wie ich an Alcohol-Material der Pollenmutterzellen von Lilium feststellte, die Dermatosomen ebenso wie die Verbindungsfäden. In rauchender Salzsäure nimmt das Lichtbrechungsvermögen der Zellplatte an denselben Objecten etwas ab, im übrigen verhält sie sich wiederum wie die Verbindungsfäden. So lange die Zellplatten-Elemente noch nicht verschmolzen sind, bleiben auch bei dieser Behandlung naturgemäss die Verbindungsfäden mit denselben verbunden; ist hingegen die Verschmelzung und Umwandlung der Zellplattenelemente in Zellhaut vollzogen, so tritt in den Pollenmutterzellen von Lilium der Zellleib der Schwesterzellen beiderseits von der jungen, in Falten sich legenden Membran zurück.

---

1) Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Abhandl. d. Senkenb. naturf. Gesell. Bd. XV, p. 140.

Die Membran widersteht der rauchenden Salzsäure relativ lange und man gewinnt mit Hilfe derselben ausserordentlich instructive Bilder. Dies ist namentlich dort der Fall, wo der centrale Theil der Zellplatte sich in Zellhaut bereits verwandelt hat, während ihr Rand, im ganzen Umkreis oder eventuell nur noch an einer Seite, die Zellplattennatur bewahrt. Die beiden Schwesterzellen trennen sich alsdann so weit von einander nur, als die Umwandlung der Zellplatte in Zellhaut reicht, und man sieht mit voller Sicherheit letztere an ihrem Rande in die Elemente der Zellplatte übergehen. Es kann sich somit nicht etwa um die Ausscheidung von Cellulose innerhalb einer sich spaltenden Zellplatte handeln, die Zellplatte selbst wird zur Zellhaut. In dem Augenblick, wo dies geschieht, entsteht an den beiden Seiten derselben eine zusammenhängende Hautschicht, in der die eine kurze Weile noch unterscheidbaren Verbindungsfäden endigen. Bei andauernder Einwirkung einer ziemlich concentrirten Lösung von schwefelsaurem Kupfer auf das Alcoholmaterial der Pollenmutterzellen von Lilium erzielt man ebenso instructive Bilder wie mit Salzsäure. Wendet man hingegen statt der Salzsäure concentrirte Schwefelsäure oder Chlorzinkjodlösung an, so verquillt die junge Membran vollständig und dann hat es den Anschein, als wenn die Zellplatte sich in die Hautschichten der beiden auseinandertretenden Schwesterzellen fortsetzte. — Nur im Augenblick ihrer Entstehung lässt die junge Membran in den Lilium-Pollenmutterzellen bei der Salzsäure-Behandlung etwas von einer körnigen Structur erkennen, weiterhin erscheint sie ganz homogen. Dann gelingt es auch mit keinem Reagens mehr, Erscheinungen an ihr hervorzurufen, die eine Unterscheidung der Dermatosomen, aus den sie hervorging, noch zuliessen. Dieselben haben augenscheinlich bei ihrer Verschmelzung zur Membran ihre Selbst-

ständigkeit vollständig eingebüsst. — Mit Chlorzinkjodlösung erfolgt eine Blaufärbung der verquellenden jungen Membran in den Pollenmutterzellen von Lilium nicht, ebenso wenig der quellenden Mutterzellwände. Farbstoffe, welche die Spindelfasern tingiren, färben auch die Elemente der Zellplatte, die alsdann auch wohl dunkler tingirt vortritt. In Safraninpräparaten, die nach der Flemming'schen Methode gefärbt[1]) in Dammarlack aufbewahrt werden und welche die Kernfäden, die Nucleolen sowie auch den zwischen den Verbindungsfäden angesammelten Kernsaft scharf gefärbt, die Verbindungsfäden aber ungefärbt zeigen, sind auch die Zellplatten, sowie die aus denselben hervorgegangenen Scheidewände, und auch alle übrigen Zellwände farblos.

Die hier über Anlage der Scheidewände bei der Zelltheilung mitgetheilten Thatsachen scheinen mir bestimmt zu beweisen, dass die Zellwand aus Protoplasma entsteht, wie ich das im Anschluss an ältere Angaben von Pringsheim[2]) und Crüger[3]), sowie an neuere von de Bary[4]) und besonders von Schmitz[5]) in meinem Buche über Bau und Wachsthum der Zellhäute schon zu zeigen suchte. Auch Noll ist in seinen kürzlich publicirten sehr interessanten experimentellen Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran zu dem Resultate der Cellulosebildung aus Protoplasmalamellen gelangt. Er zieht aber in Betracht, ob

1) Vergl. bot. Practicum II. Aufl., p. 574.

2) Untersuchungen über die Bildung der Pflanzenzelle 1854, p. 45, 69 u. a.

3) Westindische Fragmente IV. Zur Entwicklungsgeschichte der Zellwand. Bot. Ztg. 1855, p. 605.

4) Beiträge zur Morph. u. Phys. d. Pilze IV, 1881, p. 63.

5) Sitzber. der Niederrh. Gesell. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn, 13. Juli und 6. Dec. 1880.

ıicht bei der Wandverdickung, die zur Bildung einer neuen 'elluloselamelle sich anschickende Protoplasmaschicht allıählich mit Kohlehydrat sich so überlade, dass diesem gegenber die Protoplasmareactionen mehr und mehr zurücktreten.)ie Eiweisskörper würden sich aus der noch weichen Kohleydratschicht zurückziehen und das Kohlehydrat schliesslich llein übrig bleiben [1]). Andererseits erwägt Noll auch, ob ie Grundmasse des zähflüssigen Protoplasmas nicht aus Kohleydraten bestehe, welche innig mit einer Lösung durchdrungen st, die den Stickstoff, den Schwefel, den Phosphor, kurz lle jene Elemente enthält, die sich in der groben Gesammtnalyse des Protoplasma vorfinden und in demselben hemisch gebunden gedacht werden. Die mikrochemisch pecifischen Protoplasmareactionen könnten von solchen physialisch innig gebundenen Stoffen herrühren. Die Bildung er Zellwand wäre dann durch ein Auswandern der gelösten Eiweissstoffe etc. aus der Grundsubstanz, also durch eine Entmischung, zu erklären" [2]). Wie andererseits die Bildung ines Kohlehydrats durch Spaltung eines Eiweisskörpers etwa orzustellen sei, darauf haben Loew und Bokorny [3]) und euerdings Palladin [4]) hingewiesen.

In meinem Zellenbuche bereits habe ich mich eingehend ıit den Bildungsvorgängen befasst, die sich in den protolasmatischen Wandbelegen der Embryosäcke bei Theilung erselben in zahlreiche Zellen abspielen. Gegen die Bezeichnung

---

1) l. c. p. 141.

2) l. c. p. 144.

3) Die chemische Kraftquelle im lebenden Protoplasma, [. Aufl. 1882, p. 29.

4) Bildung der organischen Säuren in den wachsenden flanzentheilen, Ber. d. Deut. bot. Gesell. 1887, p. 325.

dieser Vorgänge als „freie Zellbildung“ sind von Berthold [1]) und Zimmermann [2]) Bedenken geltend gemacht worden. Beide wünschen die genannte Bezeichnung auf solche Fälle beschränkt zu sehen, in welchen die neugebildeten Tochterzellen von Anfang an nicht im Gewebsverbande mit der Mutterzelle stehen. Ich habe gegen diesen Vorschlag nichts einzuwenden, nur müsste alsdann ein passender Name für diese Vorgänge, bei welchen die Scheidewände in grosser Zahl zwischen den Zellkernen und unabhängig von deren Theilung auftreten, gefunden werden. Die alte Bezeichnung Vielzellbildung, wenn auch nicht schön, lässt sich immerhin anwenden. Dass übrigens zwischen den Erscheinungen der simultanen Theilung des protoplasmatischen Wandbelegs in Embryosäcken und der gewöhnlichen Zweitheilung der Zellen kein principieller Unterschied besteht, und dass diese Vorgänge durch Uebergänge verbunden sind, darauf habe ich bereits früher hingewiesen [3]). Was uns hier auch nur beschäftigen soll, ist die Bildung der Scheidewände bei dieser Vielzellbildung. Dieselbe tritt erst ein, wenn der Embryosack sein Wachsthum vollendet hat. Zwischen den annähernd gleichmässig in dem protoplasmatischen Wandbeleg vertheilten Zellkernen bilden sich für gewöhnlich Strahlungen aus, welche die benachbarten Kerne mit einander verbinden. Diese Strahlungen können sehr reducirt sein, oder auch ganz fehlen. In gleichen Abständen zwischen den Kernen zeigen sich hierauf die Zellplatten, die auch hier aus denselben aneinander gereihten Dermatosomen, wie sie bei der Zelltheilung zu

1) Protoplasmamechanik p. 217.

2) Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle p. 161.

3) Zellbildung und Zelltheilung III. Aufl. p. 38, 353.

beobachten sind, bestehen. Wo Strahlensysteme zwischen den Kernen ausgebildet sind, nehmen die Zellplatten die Aequatorialebenen derselben ein [1]). Die Fäden der Strahlensysteme verhalten sich dann zu den Zellplatten wie sonst primäre Verbindungsfäden. Zwischen diesen primären Cytoplasmafäden, deren seitlicher Abstand meist ziemlich bedeutend ist, werden secundäre eingeschaltet und so ermöglicht, dass eine dichte Zellplatte entstehen kann. Die Dermatosomen werden auch hier durch Anschwellung sowohl der primären als auch der secundären Cytoplasmafäden erzeugt. Die secundären Fäden haben meist nur sehr geringe Länge, ja sie können in extremen Fällen auf die Ausdehnung der Dermatosomen reducirt sein. Dieser letzte Fall ist besonders instructiv, weil er Verhältnisse liefert, die unmittelbar an die Bildung neuer Zellhautlamellen bei Verdickung der Zellwände anschliessen. Denn auch dort entstehen, wie hier nur beiläufig bemerkt werde, die Zellhautlamellen aus einfachen Schichten aneinander gereihter Körnchen, welche denselben Werth und dieselbe Bedeutung wie die hier in Betracht kommenden Dermatosomen besitzen. Derartige Vorgänge habe ich seinerzeit bei verschiedenen Objecten beschrieben [2]); ich werde Gelegenheit nehmen, demnächst auf dieselben zurückzukommen. Wo Strahlensysteme zwischen den Zellkernen nicht differenzirt werden, entstehen ohne Betheiligung derselben die Zellplatten in gleichem Abstand zwischen den Zellkernen. Auch dann ist wiederum eine Ausbildung von kürzeren oder längeren Cytoplasmafäden für die Zellplatten

---

1) Vergl. die verschiedenen, den dicotylen Pflanzen entnommenen Beispiele in Zellbildung und Zelltheilung III. Aufl., p. 10 ff., 365 ff., Figuren Taf. I bis IV.

2) Vergl. vornehmlich p. 102 meines Zellhautbuches.

möglich, und habe ich als Beispiel für den letzten Fall Allium odorum seinerzeit beschrieben und abgebildet [1]). Bei Fritillaria imperialis sind die Fäden meist sehr undeutlich, scheinbar auf die Dermatosomen reducirt, und doch kann sie dieses Object unter Umständen auch sehr deutlich zeigen. So sieht man sie an dem inneren Rande der bereits fertig gestellten Scheidewände gleich nach erfolgter Zellbildung im Wandbeleg. Die Innenfläche des Wandbelegs hat alsdann noch nicht eine Zellhaut aufzuweisen, diese wird erst etwas später gebildet, nachdem die Zellen an Tiefe gewonnen haben. Um nun das bei dieser Tiefenzunahme sich nothwendig machende Wachsthum an der Innenkante der Scheidewände zu ermöglichen, bleiben dort die Zellplatten erhalten. In der Länge ihrer Fäden und ihrem sonstigen Bau stimmen diese Zellplatten, wie jetzt leicht festzustellen ist, mit denjenigen überein, die wir am Rande fortwachsender Scheidewände bei der Zelltheilung eingehend studirt haben. — Die Ausbildung von Strahlensystemen zwischen den Zellkernen vor Anlage der Zellplatten erleichtert jedenfalls die Zufuhr bestimmter Substanzen von den Zellkernen zu den Orten der Membranbildung. Diese Substanzen mögen sich zwischen den die Strahlensysteme bildenden Cytoplasmafäden in derselben Weise bewegen, wie sonst zwischen den Verbindungsfäden bei der Zelltheilung. Die Uebereinstimmung in der Bedeutung der Verbindungsfäden und der hier in Betracht kommenden Strahlungen scheint mir durch den Umstand gestützt, dass vielfach die in Verbindungsfäden eines letzten Theilungsschrittes und die in den Strahlensystemen erzeugten Scheidewände zugleich in die Vielzellbildung eingreifen. Solche Fälle hatte ich wiederholt Gelegenheit zu beobachten,

---

1) Zellbildung u. Zelltheilung, III. Aufl. Taf. IV, Fig. 109.

ein besonders prägnantes Beispiel findet sich in meinem Zellenbuche für Caltha palustris beschrieben und abgebildet[1]. Wo Strahlensysteme bei der Vielzellbildung um die Zellkerne nicht sichtbar werden, da ist auch anzunehmen, dass auch ohne Hilfe derselben die Betheiligung der Zellkerne an der Membranbildung möglich ist. — Dass bei der Vielzellbildung im Wandbelege der Embryosäcke auch eine grössere Anzahl von Kernen in gemeinsamen Räumen von den auftretenden Scheidewänden eingeschlossen werden kann, habe ich ebenfalls in meinem Zellenbuche schon gezeigt[2]. So ist es bei verschiedenen Corydalis-Arten. Die Scheidewandbildung erfolgt aber auch dort in gewohnter Weise und stets in gleicher Entfernung von benachbarten Zellkernen. Solche vielkernige Zellen werden schliesslich durch Verschmelzung ihrer Zellkerne einkernig.

In Uebereinstimmung mit der freien Ausbildung von Verbindungsfäden bei der Vielzellbildung in den protoplasmatischen Wandbelegen der Embryosäcke steht die Anlage ergänzender Complexe von Verbindungsfäden bei simultaner Viertheilung in Pollen- und Sporenmutterzellen. Wie das des Näheren von mir wiederholt schon geschildert wurde[3], müssen in Pollen- und Sporenmutterzellen, falls die Scheidewandbildung nicht auf den ersten Theilungsschritt folgt, die Zellkerne der beiden Paare durch frei anzulegende Complexe von Verbindungsfäden verbunden werden. Die Kerne ordnen sich in solchen Fällen tetraëdrisch an und zu den zwei dem letzten Theilungsschritt entstammenden Complexen von Verbindungsfäden müssen noch vier hinzukommen. Das Zu-

1) III. Aufl. p. 22, Taf. II, Fig. 31.
2) p. 23 ff. 356.
3) Zellbil. u. Zellth. III. Aufl. p. 148 ff., 345.

sammenwirken der während der Kerntheilung angelegten und frei entstandenen Verbindungsfäden-Complexe ist hier somit constant gegeben. In den sechs Complexen gehen dann gleichzeitig aus den in übereinstimmender Weise angelegten Zellplatten die Scheidewände hervor.

Sehr instructiv für den protoplasmatischen Ursprung der Verbindungsfäden sind endlich auch die in den Sporenmutterzellen von Anthoceros und den Makrosporenmutterzellen von Isoëtes zu beobachtenden Vorgänge [1]. Alle sechs Complexe der Verbindungsfäden, welche bei der simultanen Viertheilung thätig sind, entstehen ohne Betheiligung der Kerntheilung. Dieselben Verbindungsfäden, die sonst zwischen den auseinanderweichenden Kernanlagen entstehen, werden zwischen den sich theilenden Chromatophoren ausgebildet und ähnlich wie sonst die zwischen den Schwesterkernen entstandenen ergänzt. Der sich nach vollendeter Viertheilung der Chromatophoren theilende Zellkern wird den Chromatophoren *zugesellt, ohne die Verbindungsfäden zu vermehren.*

Bei der Schilderung des Zelltheilungsvorgangs von Spirogyra habe ich bereits darauf hingewiesen, dass auch dort das Cytoplasma sich in Fäden differenzirt, die durch Anschwellung in mittlerer Länge die Zellplatten-Elemente bilden. Der Protoplasmaring an der Innenkante der fortwachsenden Scheidewand von Spirogyra ist also im Wesentlichen nichts anders als ein Ring von Verbindungsfäden an dem Rande einer in Bildung begriffenen Scheidewand der höher organisirten Pflanzen. Der Unterschied liegt darin, dass dieser Ring bei Spirogyra an der Mutterzellwand ausserhalb des Verbindungsschlauches, statt innerhalb desselben,

---

1) Vergl. Zellbil. u. Zellth. III. Aufl., p. 161 ff., 345 u. Taf. X, Fig. 143 bis 166.

wie dies bei höheren Pflanzen der Fall ist, sich befindet. Diese Einrichtung verlangt auch eine andere Zufuhr der zur Membranbildung nothwendigen Stoffe, soweit sie dem Zellkern entstammen, worauf ich im nächsten Abschnitt zurückkommen will. Während bei höher organisirten Pflanzen der Ring von Verbindungsfäden sich fortschreitend ausweiten muss, wird er bei Spirogyra verengt, bis dass er den Verbindungsschlauch schliesslich durchschnitten und seine Innenränder hat vereinigen können. Nicht andere Vorgänge als bei Spirogyra sind bei Cladophora und wohl auch bei vielen anderen Algen, mit ringförmig von aussen nach innen fortschreitender Scheidewandbildung, anzunehmen. Ob eine Streifung des Cytoplasma nach Art von Verbindungsfäden in allen diesen Fällen sich wird nachweisen lassen, bleibt dahingestellt; ein Fehlen der Streifung wird aber noch nicht ein Beweis für die Verschiedenheit der Vorgänge sein; denn wir sahen ja auch im Wandbelege der Embryosäcke, dass die Anlage der Zellplatte auf die Ausbildung der Dermatosomen beschränkt werden kann.

Weitere Untersuchungen werden auch erst zu zeigen haben, bis zu welchem Maasse die Scheidewandbildung bei niederen Gewächsen: bei Spaltpflanzen, Pilzen, Siphoneen, an die Vorgänge bei höheren Pflanzen anschliesst. Es wird darauf zu achten sein, ob auch dort die Scheidewände stets aus Dermatosomen oder anderweitig aus metamorphosirtem Zellplasma hervorgehen, und ob sie nicht etwa auch unter Umständen Ausscheidungsproducte des Zellplasma sein können. Das Verhältniss der Zellkerne, soweit solche vorhanden, zur Membranbildung wird man gleichzeitig zu berücksichtigen haben [1]).

1) Vergl. hierzu meine älteren Angaben in Zellbildung u. Zelltheilung III. Aufl. p. 214 ff. und W. Rothert, über Ent-

Bemerken möchte ich hier noch am Schluss, dass Zellplattenbildungen, ganz ähnlich den pflanzlichen, im Thierreich schon vor längerer Zeit bei der Theilung der Dicyemidenkeime von E. Van Beneden beobachtet worden sind [1]. Neuerdings hat sich Carnoy ausführlich mit denselben beschäftigt und auch die Literatur des Gegenstandes zusammengestellt [2]. Ich verweise auf diese Arbeit, ohne auf die Angaben derselben hier eingehen zu können.

---

wicklung der Sporangien bei den Pilzen aus der Familie der Saprolegniaceen, Sitzungsber. d. Krakauer Acad., math. nat. Cl. Bd. XVII, 1887, p. 1 und Bot. Centralblatt, Bd. XXXII, p. 322.

1) Recherches sur les Dicyémides 1876, p. 65. Extrait des Bulletins de l'Académie royale de Belgique, 2. sér. t. XLI, No. 6 et t. XLII No. 7.

2) La Cytodiérèse chez les Arthropodes, p. 372 ff., La Cytodiérèse de l'oeuf, p. 79.

XIII. Das Auftreten der Kernkörperchen in den Tochterkernen.

Ungefähr zu der Zeit, in welcher die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes in der Endospermanlage von Fritillaria imperialis die Aequatorialebene des Complexes der Verbindungsfäden zwischen den Tochterkernanlagen erreichen, fängt in letzteren an, sich ein Lumen auszubilden (Taf. I, Fig. 16). Die Tochterkerne nehmen dann rasch an Grösse zu. Während der Zusammenhang der Verbindungsfäden mit den Tochterkernen sich löst, pflegen die Kernkörperchen aufzutreten. Sie tauchen in Contact mit den Kernfäden innerhalb des Kernsaftes auf (Fig. 18). Es ist öfters zu beobachten, dass die der Theilungsebene zugekehrte Zellkernhälfte in der Bildung der Nucleolen zunächst bevorzugt ist. Bei starker Safranintinction fällt es auch auf, dass zuvor schon zwischen den Windungen der Kernfäden an der Gegenpolseite der Kernsaft intensiver gefärbt erscheint. Ich habe dies in meinen Figuren 16 und 17, Taf. III durch entsprechende Schattenlegung angegeben. Es lässt sich daraus der Schluss ziehen, dass mit beginnender Ausbildung des Kernlumens ein Theil der Nucleolarsubstanz sich alsbald wieder in den Kernanlagen sammelt. Diese Annahme wird durch die weitere Beobachtung gestützt, dass mit Auftauchen der Nucleolen der Kernsaft an der Gegenpolseite seine Tinctionsfähigkeit einbüsst. Es

wird somit nur ein Theil der Nucleolarsubstanz der die Zellplatte bildenden Aequatorialebene zugeführt. Auch letztere Theile dürften schliesslich grösstentheils wieder den Kernen zufliessen, da, wie ich zuvor schon zu zeigen suchte, nur ein geringer Verbrauch von Nucleolarsubstanz während der Scheidewandbildung anzunehmen ist. – Bei genauer Berücksichtigung der *Vertheilung* und der Grösse der *Nucleolen in den* Schwesterkernen fällt eine nicht geringe Uebereinstimmung auf.

Diese Uebereinstimmung wird ganz besonders prägnant in den Zellkernen aus dem Wandbeleg der Embryosäcke von Hyacinthus orientalis. Dort tritt sie uns in zum Theil ganz überraschender Weise entgegen. Die Nucleolen tauchen an der Gegenpolseite der Kerne in nur geringer Entfernung von der Kernwandung auf und entsprechen sich, was Zahl, Grösse und Lage anbetrifft, oft vollständig in den Schwesterkernen. Ein Blick auf unsere Figuren 25 bis 27, Taf. III wird genügen, um dies zu beweisen. Diese Uebereinstimmung ist jedenfalls die Folge der vorausgehenden gleichmässigen Vertheilung der Nucleolarsubstanz zwischen den Verbindungsfäden. Sehr auffallend ist hier öfters auch die vorangehende Ansammlung der stark lichtbrechenden Nucleolarsubstanz an der Gegenpolseite (Fig. 24). Dieselbe überzieht dort gleichmässig die Kernwandung und ist verschwunden, wenn die Nucleolen auftreten. In allen meinen in Dammarlack aufbewahrten Safranin-Präparaten ist der gesammte Kernsaft auch nach Auflösung der Kernkörperchen ungefärbt und somit auch nicht die Ansammlung von tingirbarer Substanz an der Zellplatte nachzuweisen, demgemäss ist auch die stark lichtbrechende, an der Gegenpolseite der Schwesterkerne angesammelte Nucleolarsubstanz ungefärbt. Erst die geformten Nucleolen erscheinen mit rother Farbe. Andererseits giebt Went an, die „tingirbare Substanz“ in den Zellplatten von

Hyacinthus orientalis mit Fuchsin-Jodgrün roth, somit auch, wie ich hinzufügen kann, übereinstimmend mit der Nucleolar-Substanz gefärbt zu haben [1]). Möglich dass stärkere Ueberfärbung auch die Tinction der betreffenden Substanz mit Safranin ermöglichen würde.

Das Auftreten der Kernkörperchen an der Gegenpolseite der Tochterkerne ist aber durchaus nicht eine nothwendige und allgemeine Erscheinung. Die in den Tochterkernen gegebenen Verhältnisse können es sogar mit sich bringen, dass die Nucleolen näher der Polseite sich bilden. So fanden wir es im Extrem in den Tochterkernen der Pollenmutterzellen von Helleborus foetidus, wo das Kernkörperchen am Polfelde auftaucht und meist sogar in dasselbe rückt.

Während der Weiterentwicklung der Tochterkerne nimmt die Masse der Nucleolarsubstanz in denselben ganz allgemein zu; in zahlreichen Objecten sieht man die, zunächst in Mehrzahl angelegten Nucleolen schliesslich zu einem einzigen Kernkörperchen verschmelzen [2]).

Wir haben bereits zu zeigen gesucht, dass nur geringe Mengen von Nucleolarsubstanz bei der Membranbildung verbraucht werden. Dieses muss auch während der simultanen Theilung des Wandbeleges der Embryosäcke der Fall sein. Dem gemäss nimmt die Substanz der Nucleolen bei dieser Theilung nicht in nachweisbarem Maasse ab.

---

1) L. c. p. 257.

2) Vergl. z. B. die Figuren 119 und 140, Taf. II u. III aus dem Wandbeleg des Embryosackes von Galanthus nivalis in „Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne".

XIV. Rolle des Kernsaftes und der Kernkörperchen.

Durch Auflösung der Kernkörperchen im Kernsafte kann letzterer gleichmässig tingirbar werden. Eine Sonderung der Nucleolarsubstanz vom Kernsafte findet aber nach Bedürfniss wieder statt. So stellten wir bei Fritillaria fest, dass die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes während der Theilung zwischen die auseinander weichenden secundären Segmente mitgenommen werden und sich vornehmlich in den terminalen Abschnitten der Kernspindel sammeln, während der äquatoriale Abschnitt der Figur ungefärbt erscheint. Weiterhin haben wir eine fortschreitende Vertheilung der tingirbaren Substanz in dem gesammten Raum zwischen den Verbindungsfäden constatirt. Diese Substanz sammelte sich hierauf, an Tinctionsfähigkeit zunehmend, in der Aequatorialebene. Schliesslich zeigte sie sich auf den ringförmigen Complex der Verbindungsfäden eingeschränkt. Vom übrigen Kernsaft deutlich geschieden, konnte man die Nucleolarsubstanz sich dann wieder als stark lichtbrechende Masse an der Gegenpolseite der Tochterkerne sammeln sehen und in dem Maasse schwinden, als die Bildung neuer Kernkörperchen fortschritt. Die Nucleolarsubstanz ist, wie wir gesehen haben, an der Membranbildung betheiligt, der Kernsaft liefert, wie anzunehmen ist, osmotisch wirksame Stoffe, welche die seitliche Ausdehnung

des zwischen den Tochterkernanlagen gelegenen Raumes bewirken.

Durch den Nachweis, dass die Nucleolarsubstanz an der Membranbildung betheiligt ist, werden die Beziehungen aufgeklärt, die zwischen Membranbildung, respective Membranverdickung und dem Zellkern bestehen. G. Klebs[1]) stellte fest, dass nur die kernhaltigen Theilstücke von Zygnema-, Spirogyra-, Oedogonium-Zellen, sowie der Blattzellen von Funaria hygrometrica befähigt sind, sich mit einer neuen Zellmembran zu umgeben. Solche Theilstücke wurden durch Plasmolyse in 16 bis 25 % Zuckerlösungen erhalten, in welchen der Körper der in Betracht kommenden langen Zellen in zwei eventuell mehr Stücke sich durchschnürt. Nur die den Zellkern bergenden Stücke bilden eine neue Zellhaut, die anderen bleiben ohne Membran. Für Vaucheria stellten G. Klebs[2]) und Haberlandt[3]) fest, dass von den beim Zerschneiden der Schläuche ausgestossenen Plasmaballen nur solche lebensfähig sind und sich mit Zellhaut umgeben, die mindestens einen Zellkern besitzen. Freilich fand Haberlandt, dass auch kernhaltige Theilstücke unter Umständen membranlos bleiben, was vielleicht von dem Alter der betreffenden Kerne abhängig sein könnte[4]). Besonders beschäftigte sich aber Haberlandt mit der Lage des Zellkerns in der Zelle und fand, dass der Zellkern sich meist in

1) Tageblatt der Berl. Naturforscherver. 1886 p. 194; über den Einfluss des Kernes in der Zelle, Biol. Centralblatt Bd. XII, 1887, p. 161; Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle, Berichte d. Deut. bot. Gesell. 1887. p. 181.

2) Ber. d. Deut. Bot. Gesell. 1887, p. 182.

3) Ueber *die Beziehungen zwischen* Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. 1887, p. 90 ff.

4) Ebendas. p. 95.

grösserer oder geringerer Nähe derjenigen Stelle befindet, an welcher das Wachsthum am lebhaftesten vor sich geht oder am längsten andauert. Das gelte sowohl für das Wachsthum der ganzen Zelle als solcher, wie auch speciell für das Dicken- und Flächenwachsthum der Zellhaut. Ist mehr als eine Stelle im Wachsthum bevorzugt, so nehme der Kern eine solche, centrale Lage ein, dass er von den Orten ausgiebigsten Wachsthums ungefähr gleich weit entfernt sei. Zuweilen stellen Plasmastränge eine Verbindung der Kerne mit den Wachsthumsstätten auf kürzestem Wege her [1]). Welche Rolle dem Kern beim Wachsthum der Zelle, speciell ihrer Zellhaut, zukommt, will Haberlandt, wie er selbst schreibt [2]), nicht einmal andeuten. Ich hoffe, dass durch die hier niedergelegten Beobachtungen eine Erklärung dieser Rolle angebahnt ist.

Als auffallende, jetzt aber unschwer zu deutende Erscheinung ist die Anhäufung von Nucleolarsubstanz in den Kernen der protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke hervorzuheben. Sie hängt eben damit zusammen, dass Membranbildung in diesen Wandbelegen zunächst nicht stattfindet oder doch nur auf ein sehr geringes Maass wieder rückgängig zu machender Vorgänge reducirt erscheint. Ist die Endospermbildung eingeleitet, so lässt sich alsbald, namentlich in etwas älteren Theilen des erzeugten Gewebes, wo die Zelltheilung seit längerer Zeit anhält, eine Abnahme der Nucleolarsubstanz in den Zellkernen mit Bestimmtheit feststellen.

In einem gewissen Widerspruch mit den anderen bei pflanzlicher Zelltheilung zu beobachtenden Thatsachen scheint das Verhalten von Spirogyra zu stehen, da der Verbindungs-

---

1) l. c. p. 99.
2) l. c. p. 100.

schlauch, der die werdenden Tochterkerne verbindet, gegen das Zelllumen abgeschlossen ist und auch abgeschlossen bleibt, wenn der vordringende Ring der Zellplatte auf denselben stösst. Hier muss eben angenommen werden, dass die Nucleolarsubstanz auf anderem Wege der werdenden Scheidewand zugeführt wird. Dieser Weg wird durch die Fäden bestimmt, auf welchen der sich theilende Zellkern suspendirt ist. Diese Fäden setzen, wie wir wissen, an die Pyrenoide an, sehr bald stösst aber der vordringende Ring der Zellplatte auf einen Theil dieser Fäden und steht weiterhin mit denselben in Verbindung. Das Abschwellen des Zellkernes während der Anlage der Spindelfasern, wie es bei Spirogyra polytaeniata zu beobachten ist, haben wir aber bereits mit der Aufnahme bestimmter Substanzen der Kernhöhle in die Spindelfasern in Verbindung zu bringen gesucht. Von da aus mag die Substanz der zuvor gelösten Nucleolen ihren Weg weiter nach dem protoplasmatischen Wandbelege finden. Die bedeutende Grösse der Nucleolen, die entsprechend grosse Mengen von Nucleolarsubstanz liefern müssen, könnte als vortheilhafte Einrichtung bei solcher Uebertragung erscheinen. Von dem eigentlichen Kernsaft ist hingegen anzunehmen, dass er auch bei Spirogyra in der Theilungsfigur verbleibt und dass von ihm die osmotischen Wirkungen ausgehen, welche die Vergrösserung des Raumes zwischen den Tochterkernanlagen veranlassen.

Die bisherigen Angaben über die Function der Nucleolen gipfeln eigentlich in dem Satze, dass deren Thätigkeit unbekannt sei [1]). Die Hypothesen, die dessen ungeachtet über die Function dieses Gebildes aufgestellt wurden, hätte es

---

1) **Zacharias**, über den Nucleolus, Bot. Ztg. 1885, Sp. 294, vergl. dort die übrige Literatur.

wohl keinen Zweck mehr, hier zu besprechen. Von Interesse ist hingegen noch die von Zacharias [1]) sowohl als von Frank Schwarz [2]) übereinstimmend gemachte Angabe, dass mit zunehmendem Alter der Zellkerne die Nucleolen an Grösse abnehmen. Die Ergebnisse physiologischer Versuche, so beispielsweise derjenigen über den Einfluss der Verdunkeluug auf die Nucleolen, sind noch zu widersprechend, um in diesem oder jenem Sinne verwerthet zu werden. Die hier angeführten Thatsachen über das Verhalten der Nucleolen bei der Zelltheilung dürften wohl Anknüpfungspunkte für weitere Fragestellung abgeben.

Die Resultate der Versuche werden sich freilich compliciren, wenn sich herausstellt, wie bereits anzunehmen ist, dass die Betheiligung der Nucleolen an der Membranbildung nicht die einzige Function dieser Gebilde ist. Es frägt sich zunächst überhaupt, ob die Nucleolen stets aus der nämlichen Substanz bestehen, ob nicht vielmehr verschiedene Producte der Kernthätigkeit in solcher Form innerhalb der Kernhöhle deponirt werden. Die Untersuchung secernirender Zellen würde sich in dieser Richtung vor Allem empfehlen.

An der Thatsache, dass die Nucleolarsubstanz an der Bildung pflanzlicher Membranen betheiligt ist, ändert der Umstand nichts, dass auch thierische Zellkerne ganz allgemein Nucleolen führen. Dort können dieselben an der Bildung von Cellulose nicht betheiligt sein, müssen somit in andere Vorgänge des Zellenlebens eingreifen. Wir haben eben berührt, dass auch bei Pflanzen noch andere Functionen, als die bei der Membranbildung sichtbar zu machenden, für Nucleolen anzunehmen seien, und manche dieser Func-

1) Ebendas. p. 290 ff.

2) Die morph. und chem. Zusammensetzung des Protoplasma p. 82.

tionen mögen sich im Thier- und Pflanzenreich decken. Flemming giebt ausdrücklich an, „dass es stoffliche Differenzen zwischen den Nucleolen im einzelnen Zellkern (Haupt- und Nebennucleolen), sowie auch in der Substanz der Hauptnucleolen selbst giebt“, so „auch Differenzen zwischen den Nucleolen der Kerne verschiedener Zellenarten“[1]). E. Zacharias hat aus pflanzlichen Nucleolen verschiedene Substanzen, solche mit Eiweissreactionen und solche mit Plastinreactionen gewonnen[2]). Er hält es für wahrscheinlich und sogar in manchen Fällen für erwiesen, „dass Nucleolen verschiedenen Ursprungs chemische Unterschiede darbieten“[3]).

1) Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung p. 163.

2) Ueber den Nucleolus, Bot. Ztg. 1885, Sp. 273 und Bot. Ztg. 1888, Sp. 73.

3) Bot. Ztg. 1888, p. 90.

XV. Die Function der Zellkerne.

Die Vorgänge der Befruchtung lehren auf das Bestimmteste, dass die Zellkerne die Träger der erblichen Eigenschaften sind. Diese Beziehung ist aber nur ein Collectivbegriff für die ganze Summe von Thätigkeiten, die im Zellkern ihren Sitz haben und von demselben ausgehen. Unter den Begriff dieser Gesammtfunction fällt als Theilfunction die Rolle, welche der Zellkern im Stoffwechsel der Zelle spielt [1]). Für die Annahme einer activen Betheiligung an den Stoffwechselvorgängen waren bei Pflanzen bereits verschiedene Anhaltspunkte gegeben; im Vorliegenden ist aber, wie mir scheint, zum ersten Male die Beziehung eines bestimmten Elementes des Zellkerns zu einem bestimmten Vorgang des Zellenlebens erwiesen. Der Beweis ist durch directe Beobachtung der Vorgänge erbracht, die ursächlichen Beziehungen werden aber erst die physiologischen Versuche aufzuklären haben. Sichergestellt ist ja bereits auf letzterem Wege, dass Membranbildung um Theilstücke pflanzlicher Zellen nur bei Vorhandensein eines Zellkern möglich ist.

1) Vergl. auch Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen p. 11.

Weitere Versuche werden auch auf das Verhalten der Nucleolen bei diesem Vorgang zu achten haben.

Gewisse Beobachtungen sprechen bereits dafür, dass die Zellkerne auch zu den Stärkebildnern und den Pyrenoiden in einer gewissen Beziehung stehen. Auf die erste dieser Beziehungen hat vornehmlich Schimper hingewiesen [1]). Dieselbe ist ganz besonders in solchen Pflanzentheilen zu erkennen, wo assimilirte Stoffe in Stärke umgewandelt werden. Die Chromatophoren zeigen sich dort um den Zellkern angehäuft. „Wird keine Stärke gebildet oder erreichen die Stärkekörner nicht zu grosse Dimensionen, so bleiben die Chromatophoren zeitlebens um den Zellkern angehäuft; werden die Stärkekörner dagegen sehr gross, die Chromatophoren sehr gedehnt und sehr reducirt, so geht der Einfluss des Zellkerns allmählich verloren und es tritt eine ganz regellose Vertheilung ein.“ Nach einer Angabe von A. Meyer [2]) scheinen sich die Chromatophoren in letzterem Falle nach Auflösung der Stärke wieder um den Zellkern zu lagern, so bei Orchis fusca und Adoxa moschatellina. Aus seinen Beobachtungen an Florideen glaubt Schimper [3]) mit Wahrscheinlichkeit annehmen zu können, dass in nicht assimilirenden Zellen der Zellkern das Material liefert, welches nachher von den Chromatophoren, oder, wie bei den Florideen, von dem Cytoplasma weiter verarbeitet und in Stärke, respective Florideenstärke umgewandelt wird. In sehr vielen Florideen, so z. B. bei Nitophyllum laceratum,

1) Vergl. vornehmlich „Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde“, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVI p. 206.

2) Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung, p. 55.

3) l. c. p. 206.

bei *Callithamnion*-, *Polysiphonia*- und *Chylocladia*-Arten ist der Einfluss des Zellkerns auf die Stärkebildung gar nicht zu verkennen. Die in Mehrzahl innerhalb einer jeden Zelle vorhandenen Zellkerne sind wandständig und zwischen den Chromatophoren gleichmässig vertheilt. Die ersten Stärkekörner in ganz jungen Zellen entstehen ausschliesslich rings um den Zellkern, den sie allmählich mit einer dichten Schale umgeben, zeigen hingegen keine Beziehung zu den Chromatophoren. Schimper meint, es werde aus dem Zellkern ein Stoff ausgeschieden, den das Cytoplasma in Florideenstärke umwandelt. Später treten auch, nach Schimper's Ansicht, in Folge des begonnenen Assimilationsprocesses Stärkekörner um die Chromatophoren auf und zwar bleibt die Stärkebildung zuerst in der Nähe des Zellkerns reichlicher. Später tritt überall Stärke auf, während der Zellkern allem Anschein nach zur Stärkebildung dienende Stoffe zu liefern aufhört. Es liegt, meint Schimper, nun der Gedanke nahe, dass auch bei den höher organisirten Pflanzen in nicht assimilirenden, speciell nicht grünen Zellen, die Chromatophoren nach dem Zellkern geführt werden, um die von letzterem ausgeschiedenen Stoffe aufzunehmen und in Stärke umzuwandeln.

Nach den in dieser Arbeit niedergelegten Erfahrungen bin ich geneigt, anzunehmen, dass hier eine ganz ähnliche Beziehung des Zellkerns zu der Stärkebildung, wie wir sie zur Bildung des anderen Kohlehydrats, der Cellulose, fanden, vorliegt. Man gestatte mir die Hypothese auszusprechen, dass es auch hier die Substanz der Kernkörperchen sei, welche die Umwandlung von Cytoplasma in Florideenstärke, von Leucoplastensubstanz in Stärke ermöglicht. Die Uebereinstimmung zwischen Membran- und Stärkebildung ist zu gross, als dass nicht in beiden Fällen übereinstimmende Vor-

gänge angenommen werden müssten. Daher ich mich durch die Resultate dieser Arbeit nur in meiner früher ausgesprochenen Ansicht bestärkt fühle, dass die Stärkelamellen, wie die Membranlamellen der Zellhaut, durch einen Spaltungsprocess aus dem Protoplasma hervorgehen. Stärkebildnern zugeführte Kohlehydrate müssten somit erst zur Reconstruction des Protoplasma dienen, um zur Stärkebildung verwandt werden zu können. Dass Stärkebildung und Membranbildung in übereinstimmender Weise vor sich gehen müssen, nimmt auch Noll an [1]), und da ihm der Vorgang der Entstehung dieser Kohlehydrate durch Spaltung aus dem Protoplasma sehr complicirt erscheint, so sucht er auch für die Membranbildung nach einer einfacheren Lösung. Dass nun aber die Membran thatsächlich durch Umwandlung des Protoplasma entsteht, das scheinen mir die in dieser Arbeit niedergelegten Beobachtungen sicherzustellen.

Pringsheim hat zuerst darauf hingewiesen, dass die Aufhängefäden der Zellkerne bei Spirogyra an die Pyrenoide der Chlorophyllbänder ansetzen. Auch giebt er bereits an, dass unter Umständen ein Aufhängefaden an einer Ansatzstelle ein neues Pyrenoid bildet [2]). Ich habe im Laufe dieser Arbeit Gelegenheit gehabt, mich von der Richtigkeit auch der letzten Angabe auf das Bestimmteste zu überzeugen. Wo ein neuer Zweig eines Aufhängefadens an ein Chlorophyllband ansetzt, bildet sich sofort, seinem Ende entsprechend, ein kleines Pyrenoid aus, das an Grösse zunimmt und sich von einer Stärkehülle umkleidet. Es liegt hier wohl eine locale Ernährung des Chlorophyllbandes vom Zell-

---

1) l. c. p. 143.

2) Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XII, p. 304.

kern aus, in ähnlicher Weise wie sonst der Stärkebildner, vor. Diese Ernährung scheint weiterhin die Pyrenoide zu befähigen, ohne Betheiligung des Zellkerns Stärke zu erzeugen, denn G. Klebs hat festgestellt, dass auch kernlose Theilstücke plasmolysirter Spirogyren, die nicht befähigt sind, sich mit einer Zellhaut zu umgeben, grosse Mengen von Stärke zu bilden vermögen [1]. Er selbst wies darauf hin, dass hier die Pyrenoide eventuell den Einfluss des Kerns auf die Stärkebildung ersetzen [2]. Freilich entstehen in den Chlorophyllbändern der Spirogyra neue Pyrenoide sicher auch an Orten, die nicht in Contact mit einem Aufhängefaden stehen. Das stört die Vorstellung, als seien den Pyrenoiden vom Zellkern aus Stoffe zugeführt worden, die sie weiterhin zur selbständigen Stärkebildung befähigen, man müsste denn die Annahme gelten lassen, dass auch den von den Suspensionsstellen entfernten Orten die nöthigen Kernsubstanzen zugeleitet werden. Dieser Annahme kommen die vielen Protoplasmaströme zu statten, die stets in dem protoplasmatischen Wandbeleg der Spirogyren zu beobachten sind. Solche an das Ende der Suspensionsfäden ansetzenden Protoplasmaströme sind es ja auch, welche die Bildung neuer Zweige an diesen Fäden veranlassen.

Schmitz [3]) machte bereits auf die stoffliche Verwandtschaft von Pyrenoiden und Nucleolen aufmerksam. Nach Zacharias [4]) besteht in der That eine gewisse Aehnlichkeit im chemischen Verhalten dieser Gebilde. Näher noch

---

1) Ueber den Einfluss des Kernes in der Zelle, Biol. Centralblatt Bd. VII, 1887, p. 166.

2) Ebendas. p. 168.

3) Die Chromatophoren der Algen p. 54.

4) Ueber den Nucleolus. Bot. Ztg. 1885, Sp. 274.

als die Pyrenoide scheinen den Nucleolen, nach Zacharias, die Stärkebildner in den Epidermiszellen der Phanerogamen zu stehen [1]). Es wäre von hohem Interesse, festzustellen, *ob auch Stärkebildner in kernlosen Zellstücken zur* Stärkebildung befähigt sind.

Die Chlorophyllkörner scheinen in kernlosen Zellstücken keine Stärke bilden zu können. Das hat wenigstens der Versuch von G. Klebs für plasmolysirte Blattzellen von Funaria hygrometrica ergeben [2]). Hier dürfte somit eine fortdauernde Beeinflussung durch den Zellkern nothwendig sein. Dass die Bildung der Stärke im Uebrigen nicht anders in den Chloroplasten als in den Leucoplasten erfolgt, erscheint mir auch heut noch das Wahrscheinlichste. Ich möchte somit auch jetzt noch annehmen [3]), dass das bei der Kohlenstoffassimilation entstehende Product zunächst zur Regeneration des Protoplasma der Chloroplasten dient und aus letzteren erst durch Spaltung Stärke hervorgeht. Ich glaube, dass meine Ansicht, abgesehen von den sonstigen Uebereinstimmungen zwischen Leuco- und Chloroplasten, auch durch die Thatsache gestützt wird, dass die Chloroplasten, ganz wie die Leucoplasten, aus Zuckerlösungen Stärke zu bilden vermögen. Das zeigen die Versuche mit Blättern, die durch längere Verdunkelung von Stärke befreit, letztere in ihren Chlorophyllkörnern erzeugen, wenn sie auf Zuckerlösungen gelegt werden.

Die Betheiligung der Zellkerne an der Bildung von Kohlehydraten bei Pflanzen kann nach alledem als erwiesen gelten und zwar ist als wahrscheinlich anzunehmen, dass diese Be-

1) Ebendas. Sp. 275.

2) Biolog. Centralbl. Bd. VII, 1887, p. 167.

3) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute p. 237.

theiligung durch die Substanz der Nucleolen vermittelt wird. Die Substanzen der letzteren, somit Proteinstoffe, sind es, welche der Zellkern für die in Betracht kommenden Processe liefert, und diese Proteinstoffe spielen irgend welche Rolle bei dem Spaltungsvorgang des Cytoplasma, der zur Erzeugung der Kohlehydrate führt.

Einer Zusammenstellung von Korschelt[1]) entnehme ich hier noch einige Daten über Vorstellungen, die sich auf thierischem Gebiete über Theilfunctionen der Zellkerne ausgebildet haben. Diese Angabe könnte eventuell Anknüpfungspunkte für Anstellung bestimmter Beobachtungen auch im Pflanzenreich abgeben. So wird von Korschelt[2]) geschildert, dass bei der Bildung des Chitins der s. g. Eistrahlen zweier Wasserwanzen (Nepa und Ranatra) die Kerne der zu Doppelzellen vereinigten Epithelzellen, welche je einen Strahl bilden, sich ganz ausserordentlich vergrössern, die ovale Gestalt aufgeben und pseudopodienartige Fortsätze erhalten. Diese Fortsätze beider Kerne sind auf einander zu gerichtet und umschliessen einen freien Raum, in welchem späterhin die Bildung des Chitins vor sich geht. So soll der Kern einen gewissen Einfluss auf die Abscheidung der chitinösen Substanz ausüben. Seine Fortsätze sind direct gegen den Ort der Abscheidung gerichtet und verschwinden wieder, wenn die Chitinbildung vollendet ist. Korschelt wies weiter darauf hin, dass Zellen mit secernirender Function

---

1) Ueber die Bedeutung des Kernes für die thierische Zelle, Naturwiss. Rundschau 1887, p. 409.

2) Zur Bildung der Eihüllen, Mikropylen etc. Nova Acta Bd. 51 Nr. 3 und „Ueber einige interressante Vorgänge bei der Bildung der Insecteneier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 45, auch Naturwiss. Rundschau II, 252.

vielfach voluminöse und sogar verzweigte Kerne haben: so die Kerne der Speicheldrüsen von Insecten, die Kerne mancher Malpighi'schen Gefässe und vor allem die Kerne in den Speicheldrüsen der Insectenlarven. Auch die Hautdrüsen von Schildkröten haben verzweigte Kerne, die Drüsenzellen von Phronimella, eines Flohkrebses, die Nährzellen der Insecten. In allen diesen Fällen weisen die Kerne nicht von Anfang an den bedeutenden Umfang und die aussergewöhnliche Gestalt auf, nehmen dieselbe vielmehr erst an, wenn sie in die bestimmte Function treten. Stuhlmann weist darauf hin [1]), dass bei verschiedenen Käfern das umfangreiche Keimbläschen Fortsätze durch das ganze Ei entsendet und also wohl Antheil an der Thätigkeit der Zelle nimmt. Amöboide Bewegungen des Keimkerns zeugen für eine ähnliche Thätigkeit [2]). Das Keimbläschen ist, wie vielfach bei Insecten, im *Eifollikel des Wasserscorpions (Nepa) umgeben von hellen* Körnchen an der Follikelwand zu finden, an der Stelle der Neubildung von Eisubstanz. Zur Zeit der Bildung des Dotters und der Eischale liegen die Kerne des Follikelepithels der Insecten an der Innenfläche, das heisst der Oberfläche des Eies dicht an, später aber, wenn die Eischale ziemlich vollendet ist, ziehen sie sich nach der Mitte der Zelle zurück. — Der Kern nimmt also, meint Korschelt, sowohl an der abscheidenden als auch an der aufnehmenden Thätigkeit der Zelle Theil. Ueber die Art und Weise, in welcher der Ein-

---

1) Die Reifung d. Arthropodeneies, Ber. d. naturforschenden Gesellschaft in Freiburg i. Br., auch Naturwiss. Rundschau II, p. 211.

2) Weismann, Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im thierischen Ei. Festschrift für Henle, 1887.

fluss des Kernes auf die Zelle geübt werde, lasse sich aber zur Zeit nichts sagen. Ob es nur eine Art Contactwirkung sei, oder ob eine Abgabe von Substanz stattfinde, müssten weitere Untersuchungen lehren.

In einem eben erschienenen Aufsatz von F. Hermann [1]) finde ich ebenfalls Angaben über Betheiligung der Zellkerne an der secretorischen Thätigkeit der Zellen. Die Beobachtungen wurden an einzelligen Drüsen, oder Becherzellen, des Mundepithels der Salamandralarve und am Drüsengewebe der Säugethiere angestellt und führten zu dem Resultate, dass die Kerne bei der Secretion eigenartige Veränderungen zeigen. Mit der Heranbildung des Kerns in der Zelle treten, um nur Eines zu erwähnen, Massen eines Stoffes in den Kernen auf, der in seiner Tinctionsfähigkeit der Nucleolarsubstanz ähnelt; in den Kernen sekretleerer Zellen ist aber dieser Stoff nicht mehr vorhanden.

Jedenfalls wird es sich empfehlen, auch bei Pflanzen auf das Verhalten der Zellkerne in secernirenden Zellen zu achten. Auf die oft bedeutende Grösse der Kerne in solchen Zellen weist bereits Haberlandt hin [2]).

Annehmen möchte ich aber, dass der Zellkern in allen Fällen nur ungeformte Bestandtheile an den Zellleib abgiebt. Die organisirten Bestandtheile desselben bleiben dauernd vom Zellleib abgeschlossen. Sie sind die Träger der specifischen Functionen und ihrer Thätigkeit entstammen auch die Producte, die dem Zellleib zugetheilt werden. Die minutiöse

1) Anatomischer Anzeiger, herausgeg. von Bardeleben, Jahrg. III, p. 58.

2) Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen p. 116.

Theilung welche sie erfahren, die durch eine gleichmässige Vertheilung der Substanz im Kernfaden vorbereitet und in der Längsspaltung desselben vollzogen wird, sichert allen Nachkommen des Keimkerns die specifischen Eigenschaften, die ihnen im Laufe der Entwicklung zukommen. Wie die Thätigkeit der Kernfäden überhaupt, im speciellen auch bei Entstehung der Kernproducte, zu deuten ist, darüber lassen sich nur Hypothesen aufstellen, die in dieser Arbeit nicht berücksichtigt werden sollen. — Zu seiner Ernährung, respective der Bildung von Kernproducten, nimmt der Zellkern auch nur ungeformte Bestandtheile aus dem Cytoplasma auf, so dass der rege Stoffaustausch zwischen dem Zellkern und dem Cytoplasma, meiner Ansicht nach, nur als Aufnahme und Abgabe gelöster Stoffe zu deuten ist.

Die interessanten, von Nussbaum[1]) und Gruber[2]) *ausgeführten Versuche über künstliche Theilung von Infusorien* haben die Abhängigkeit gewisser Regenerationserscheinungen von der Anwesenheit des Zellkerns ergeben. Welcher Art diese Abhängigkeit ist, lässt sich nicht ermessen; ob es bei derselben nicht etwa auch auf bestimmte, vom Zellkern zu liefernde Substanzen ankommt, deren Anwesenheit an den sich regenerirenden Stellen nothwendig ist, darf wenigstens als Frage aufgeworfen werden. Für eine solche Möglichkeit scheint mir ja bereits der Umstand zu sprechen, dass an jungen Individuen Körpertheile, deren Entwicklung bereits begonnen hat, auch an kernlosen Stücken fertig gestellt

1) Ueber spontane und künstliche Zelltheilung, Sitzber. d. niederrh. Gesell. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn, 1884, p. 259; und Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie, Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXVI, 1886, p. 485.

2) Zuletzt in Biol. Centralbl. 1885/86, Bd. V, p. 137.

werden [1]). Da war eben, so könnte man denken, die vom Kern gelieferte Substanz schon zur Stelle, um die Fertigstellung des in Bildung begriffenen Körpertheils zu ermöglichen.

Am Schluss dieses Abschnittes möchte ich auch noch auf eine Arbeit von Koeppen [2]) hinweisen, welche das Verhalten der Zellkerne in ruhenden und in keimenden Samen behandelt, und auch auf das Vorhandensein oder Fehlen von Kernkörperchen in bestimmten Fällen hinweist. Auch die Angaben dieser Arbeit dürften Anknüpfungspunkte für weitere Untersuchungen abgeben.

1) Gruber, l. c. p. 136, Nussbaum, Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXVI, p. 518.

2) Ueber das Verhalten des Zellkerns im ruhenden Samen. Leipziger Inaugural-Dissertation, 1887.

XVI. Schema der mitotischen Kerntheilung für die höheren Pflanzen.

Aus den in dieser Arbeit niedergelegten Beobachtungen, sowie aus der Literaturübersicht geht hervor, dass es nicht möglich ist, ein einziges Schema der mitotischen Kerntheilung für das gesammte organische Reich aufzustellen. Wohl aber scheinen mir die Untersuchungen weit genug gediehen zu sein, um den Versuch eines Schema für die höheren Gewächse zu gestatten. Es dürfte überhaupt die nächste Aufgabe sein, das Gemeinsame der Erscheinungen in den einzelnen Abtheilungen des Thier- und Pflanzenreichs zu erfassen und weiterhin erst sich an noch weiter gehende Verallgemeinerungen zu wagen.

Was nun die höheren Pflanzen anbetrifft, so würde das Schema ihrer Mitose sich jetzt etwa folgendermaassen darstellen lassen:

I. Prophase.

1. Gerüstwerk des ruhenden Kerns.
2. Dichtes Knäuelstadium.
3. Lockeres Knäuelstadium.
4. Umlagerung zur Kernplatte.
5. Kernplatte (Aequatorialplatte, Mutterstern).

II. Metaphase.

6. Trennung und Umlagerung der secundären Segmente (Metakinese).

III. Anaphase.

7. Stern (Tochterstern, Doppelstern, Diaster).
8. Lockeres Knäuelstadium (lockerer Tochterknäuel).
9. Dichtes Knäuelstadium (dichter Tochterknäuel).
10. Gerüstwerk des ruhenden Tochterkerns.

Ich habe mich, wie auch aus diesem Schema ersichtlich ist, der Flemming'schen Bezeichnungsweise für die einzelnen Stadien der Mitose so weit als möglich anbequemt. Die Unterscheidung einer grösseren Anzahl von Stadien, als dies von Flemming für die Kerntheilung der höheren Thiere geschehen ist, machte sich für die höheren Pflanzen nothwendig. Die wichtigsten Modificationen des Vorganges sollen aber noch kurz in Erinnerung gebracht werden.

I. Prophasen.

1. Gerüstwerk des ruhenden Kerns. Die langen, dünnen Kernfäden sind hin und her gebogen, ohne erkennbare Anordnung dicht in einander verschränkt und anastomosiren an den Contactstellen. Die Substanz der Fäden besteht aus nicht tingirbarem Linin, in diesem zeigen sich kleine, verschieden grosse Chromatinkörner ungleichmässig vertheilt. Ein oder mehrere Kernkörperchen liegen zwischen den Windungen der Kernfäden und haften denselben an, in bestimmten Fällen findet man das Kernkörperchen an der Kernwandung. Eine deutliche Kernwandung ist als Abgrenzung des umgebenden Cytoplasma gegen die Kernhöhle vorhanden. Die Kernhöhle wird von dünn- oder dickflüssigem Kernsaft erfüllt.

2. Dichtes Knäuelstadium. Die Kernfäden verkürzen sich und werden dicker; die Chromatinkörnchen beginnen zu verschmelzen zu regelmässigen Chromatinscheiben; ihre Masse nimmt zu, diejenige des Linins ab. Eine bestimmte Vertheilung der Kernfäden in der Kernhöhle beginnt erkennbar zu werden.

3. Lockeres Knäuelstadium:

a. Es findet eine weitere Verkürzung und Verdickung der Kernfäden statt, ihr Aufbau aus breiteren Chromatin- und schmäleren Lininscheiben wird perfect. Die Kernfäden lassen nunmehr eine bestimmte Gestalt und Anordnung erkennen. Sie bilden Schleifen, deren Umbiegungsstellen der Kernwandung am Polfelde anliegen. Die beiden Schenkel der Schleifen sind annähernd gleich lang, sie verlaufen quer zum Zellkern vom Polfeld nach der Gegenpolseite und zwar entweder längs der Seitenwandung des Kerns, oder durch dessen Höhlung. An der Gegenpolseite folgen sie der Kernwandung und endigen an derselben, andere biegen sich nahe der Kernhöhle um und schliessen dort in Contact mit einem anderen Kernfaden ab. Dass die Kernfäden in Mehrzahl vorhanden sind, lässt sich auf diesem Stadium sicher feststellen. In diesem Stadium, respective erst mit Beginn des nächstfolgenden Stadiums, schwinden die Kernkörperchen.

b. Nachdem der regelmässige Aufbau der Kernfäden aus breiteren Chromatin- und schmäleren Lininscheiben vollendet ist, findet eine Abflachung und Längsspaltung der Fäden statt, die mit einer Theilung der Chromatinscheiben verbunden ist. Während der Längsspaltung dauert die Verkürzung der Kernfäden fort, sie ziehen sich an die Kernwandung, trennen sich hierbei völlig von einander und haften als isolirte, relativ kurze Segmentpaare schliesslich der Kernwandung an. Eine bestimmte Orientirung der Segmentpaare zum Polfeld ist nur

in bestimmten Fällen zu erkennen. Das Kernkörperchen, das in Kernen mit solcher Prophase schon im dichten Knäuelstadium sich an die Kernwandung begiebt, bleibt an letzterer auch während dieses Stadiums haften; seltener hängt es einem Segmentpaare an.

4. Umlagerung zur Kernplatte. Die Kernwandung wird aufgelöst, das umgebende Cytoplasma dringt in die Kernhöhle ein, der Kernsaft bleibt in dem Raum der ursprünglichen Kernhöhle erhalten. Kernkörperchen schwinden, falls solche noch vorhanden, früher oder später in diesem Stadium, indem *sie sich im Kernsaft lösen. Die Umlagerung der Kernfäden* erfolgt unter dem Einfluss der Pole, die, wenn auch nur selten schon sichtbar, sich bereits auf dem vorhergehenden Stadium im umgebenden Cytoplasma ausgebildet haben.

a. Bei Kernen, welche das vorhergehende Stadium nach *3 a durchlaufen haben, findet die Umlagerung zur Kernplatte* entweder senkrecht zum Polfelde oder parallel zu demselben statt. In ersterem Falle bilden fächerförmige Figuren den Uebergang zur äquatorialen Anordnung; im zweiten Falle treten am Polfeld Kernfäden hervor, damit eine zweiseitige Kernplatte erzeugt werde. Beide Arten der Umlagerung kommen an demselben Objecte vor; bei beiden verschiebt sich die Umbiegungsstelle an den Kernfäden derart, dass sie einen kurzen und einen langen Schenkel bekommen. Die langen Schenkel sind nach den Polen gerichtet, die kurzen liegen im äquatorialen Abschnitt der Figur.

b. Bei Kernen, welche das vorhergehende Stadium nach 3 b durchlaufen haben, werden die Segmentpaare durch das in die Kernhöhle eindringende Cytoplasma mehr oder weniger zusammengerückt; hierauf bilden sich aus dem eingedrungenen Cytoplasma die Spindelfasern aus, je eine Faser für jedes

Segmentpaar, und längs dieser Fasern verschieben sich die Segmentpaare, um in äquatoriale Lage zu gelangen.

5. Kernplatte. Die äquatoriale Anordnung der Kernfäden wird perfect, die Kernspindel in allen Fällen ausgebildet. Die Fasern derselben convergiren an den Polen in einem Punkt oder endigen dort auch getrennt von einander, was spitze oder stumpfe Kernspindeln in allen Abstufungen liefert. Die Pole der Spindel entsprechen oft nachweisbar den zuvor schon im umgebenden Cytoplasma ausgebildeten Polen. Die Spindelfasern gehen aus dem eingedrungenen Cytoplasma, respective auch den nach den Polen zu angrenzenden Cytoplasmamassen hervor. Sie laufen continuirlich von einem Pol zum andern. Ihre Zahl entspricht oft nachweisbar der Zahl der Kernfäden (der primären Segmente), kann aber wohl auch grösser sein. Der Kernsaft vertheilt sich zwischen den *Spindelfasern; nur selten, falls ihn die Kernspindel nicht* vollständig aufzunehmen vermag, bildet er im angrenzenden Cytoplasma vertheilt einen hellen Hof um die Kernspindel, welcher der ursprünglichen Kernhöhle entspricht. In diesem Stadium ist es am leichtesten festzustellen, dass die Zahl der Kernfäden in den generativen Zellen constant, in den vegetativen Zellen nur annähernd constant ist.

a. In Kernen, welche das lockere Knäuelstadium nach 3 a und die Umlagerung zur Kernplatte nach 4 a durchlaufen haben, werden die Segmente, welche mit ihren Umbiegungsstellen in einander greifen, so verschoben, dass diese Umbiegungsstellen genau äquatoriale Lage bekommen; die Segmente platten sich hierauf ab und spalten der Länge nach, wobei eine Theilung der Chromatinscheiben deutlich zu verfolgen ist.

b. In Kernen, welche das lockere Knäuelstadium nach 3 b und die Umlagerung zur Kernplatte nach 4 b durch-

ufen haben, ordnen sich die Segmentpaare in der Aequarialebene genau an. An ihren dem Innern der Kernplatte ıgekehrten Enden trennen sich die Tochtersegmente eines den Paares von einander und richten, einer Spindelfaser lgend, ihre freien Enden nach den Polen.

II. Metaphase.

6. Trennung und Umlagerung der secundären Segmente. ie secundären Segmente (Tochtersegmente), die durch ıngsspaltung aus den primären Segmenten (Muttersegmenn) hervorgegangen sind, bleiben während der Trennung it ihren, in einfach zusammengesetzten Kernplatten nach ıssen, in doppelt zusammengesetzten Kernplatten polwärts, spective nach aussen, gerichteten Enden am längsten in ırührung. Die kürzeren äquatorialen Schenkel der Segmente ɜrden zu den polaren der neuen Anlagen. Mit der Trennung ; eine Umbiegung der secundären Segmente an ihren nunmehr ılwärts gerichteten Enden verbunden. Im allgemeinen lässt ;h angeben, dass die J-förmigen secundären Segmente bei ɪr Trennung durch S-förmige respective ɔ-förmige Gestalten ɼ-förmige übergehen, die eventuell ∩-förmig werden könn. Von den Schwestersegmenten, die aus einem Muttergment hervorgehen, erhält die eine Tochterkernanlage die ne, die andere Tochterkernanlage die andere Hälfte. Bei ıppelt zusammengesetzten Kernplatten, welche aus einer ıppelten Lage von Muttersegmenten aufgebaut werden, eibt somit das eine Schwestersegment auf seiner Ursprungsite, das andere muss die Aequatorialebene durchwandern, n zur entgegengesetzten Seite zu gelangen. Die Bewegung ıllzieht sich längs der Spindelfasern, und zwar bewegen ch, bei gleicher Zahl von Spindelfasern und primären Seg-

menten, je zwei Schwestersegmente an derselben Spindelfaser in entgegengesetzter Richtung nach den Polen.

III. Anaphase.

7. Tochterstern, Diaster. Während die secundären Segmente den Polen der Kernspindel sich nähern, rücken sie mit ihren umgebogenen, polwärts gerichteten Enden mehr oder weniger zusammen, während die äquatorial gerichteten Schenkel entsprechend auseinander spreizen. Das giebt in polarer Ansicht mehr oder weniger ausgeprägte Sternformen. Die secundären Segmente beginnen bald darauf, falls dies nicht zuvor schon geschehen, die Länge ihrer beiden Schenkel auszugleichen und sich wellig hin und her zu biegen. Sie treten weiterhin dicht zusammen, krümmen ihre äquatorialen Enden nach dem Innern der Anlage ein und werden von dem angrenzenden Cytoplasma aus mit einer Kernwandung umgeben.

8. Lockeres Knäuelstadium, lockerer Tochterknäuel. Sobald die Kernwandung angelegt ist, beginnen die Kernfäden wieder auseinander zu treten. Es findet sich Kernsaft zwischen denselben ein. Die Umbiegungsstellen der Kernfäden liegen am Polfeld; der Verlauf der Schenkel vom Polfeld nach der Gegenpolseite ist ausgeprägt. Diese Anordnung bleibt sich gleich, ob nun der Mutterkern das lockere Knäuelstadium nach 3a oder nach 3b durchmachte.

9. Dichtes Knäuelstadium, dichter Tochterknäuel. Die Kernfäden werden dünner und länger; ihre Wellung wird immer stärker; die Windungen greifen in einander; die regelmässige Anordnung verwischt sich. Zugleich geht der regelmässige Aufbau aus Chromatin- und Lininscheiben verloren. Die Chromatinscheiben zerfallen in kleinere Chromatinkörner, nehmen überhaupt an Masse ab, während das Linin in ent-

sprechender Zunahme begriffen ist. Zwischen den Windungen der Kernfäden tauchen die Kernkörperchen auf, nachdem zuvor schon, in öfters nachweisbarer Weise, eine Ansammlung von Nucleolar-Substanz in der Kernhöhle, an der Gegenpolseite, erfolgt war.

10. Gerüstwerk des ruhenden Tochterkerns. Durch weiteres Ausspinnen der Lininfäden, das Anastomosiren ihrer Windungen, Vergrösserung der Nucleolen, respective eine Verschmelzung derselben zu einem einzigen, wird der Ruhezustand des Tochterkerns erreicht, wie derselbe beim Mutterkern zuvor gegeben war. Wenn die Theilungsschritte so rasch auf einander folgen, wie in den Pollenmutterzellen der zweite Theilungsschritt auf den ersten, da kommt es in den Tochterkernen überhaupt nicht zur Ausbildung des Gerüstwerkes und ihr Knäuelstadium wird bereits zum Ausgangspunkt der nächstfolgenden Mitose.

XVII. Zusammenfassung der Ergebnisse über die Mitose bei Spirogyra.

Dass die Mitose der niederen Gewächse nicht auf das Schema der höheren gebracht werden kann, hat uns die Untersuchung von Spirogyra gelehrt. Der Zellkern von Spirogyra schwillt an, das Gerüstwerk geht durch Verkürzung der Kernfäden in das dichte, dann in das lockere Knäuelstadium über. Im dichten Knäuelstadium wird meist schon das Kernkörperchen gelöst. Das Chromatin in den Fäden nimmt zu, bald zeigen sich dieselben aus dicken Chromatin- und dünnen Linin-Scheiben aufgebaut. Im lockeren Knäuelstadium ziehen sich die Kernfäden auf die Aequatorialebene zurück. Sie bleiben durch feine Plasmafäden mit der Kernwandung verbunden. Im dichten Knäuelstadium beginnt sich Cytoplasma an den Endflächen des Kerns zu sammeln. Bei Spirogyra polytaeniata flacht sich der Kern im lockeren Knäuelstadium ab, das angesammelte Cytoplasma bildet ausserhalb der Kernwandung die Spindelfasern. Dieselben werden um die fehlenden kurzen Stücke innerhalb der Kernhöhle ergänzt und treten so in Verbindung mit den die Kernplatte bildenden Kernfäden. Hierauf schwindet die von den Spindelfasern durchsetzte Kernwandung. Bei Spirogyra nitida dringt das an den Endflächen des angeschwollenen Kerns sich ansammelnde Cytoplasma in dessen Inneres ein, um die Spindelfasern zu

bilden. In beiden Fällen setzt die Mehrzahl der Spindelfasern an die Kernplatten-Elemente an; nur ein Theil der Spindelfasern tritt in gegenseitige Verbindung und läuft nun von Pol zu Pol. Die Kernspindel besteht somit aus zwei Hälften, und die Zahl der Spindelfasern ist weit grösser als diejenige der primären Segmente. *Während sich die Kernfäden in der* Aequatorialebene lagern, flachen sie sich senkrecht zu derselben ab. Es folgt hierauf eine Theilung der Chromatinscheiben und alsbald die Längsspaltung der ganzen Fäden. Die durch Umlagerung und Trennung der Schwestersegmente charakterisirte Metaphase fällt für Spirogyra hinweg, es beginnt sofort die Anaphase. Die beiden Längshälften jedes Segmentes rücken ohne sonstige Lagen- und Gestaltsänderung aus einander. Die den Aequator durchsetzenden Spindelfasern bleiben als Verbindungsfäden zurück. Die beiden Kernplattenhälften bewegen sich nur kurze Zeit längs diesen Spindelfasern und werden weiterhin durch osmotische Kräfte aus einander getrieben. Diese osmotische Wirkung geht allem Anschein nach von Substanzen des Kernsafts aus, die zwischen die auseinanderrückenden Kernplattenhälften treten. Diese bewirken auch eine Ausweitung des die beiden Kernplattenhälften verbindenden Cytoplasmamantels, der zu einem tonnenförmigen und schliesslich linsenförmigen Verbindungsschlauch auswächst. Letzterer erhält die Tochterkernanlagen *in ihrer gegenseitigen Lage. In diesen Anlagen* rücken die secundären Segmente seitlich an einander und werden vom Cytoplasma aus mit einer Kernwandung umgeben. Die Tochtersegmente beginnen sich hierauf zu verlängern und auseinanderzutreten, wodurch zugleich eine Kernhöhle sich ausbildet. Ihre Windungen nehmen einen deutlich queren Verlauf, von der Polseite zur Gegenpolseite, an. Die Kernkörperchen tauchen jetzt auf, zunächst in Mehrzahl, um

später meist zu einem einzigen zu verschmelzen. Das Chromatin der Anlage nimmt ab, die Windungen der Kernfäden greifen immer mehr in einander und es kommt das Gerüstwerk des ruhenden Kerns zu Stande. Während dieser Ausbildung der Tochterkerne wird das an dem Polfeld angesammelte, den äquatorialen Spindelfasern vornehmlich entstammende Cytoplasma, zu deren Ernährung verbraucht.

An allen diesen Angaben sehe ich mich festzuhalten veranlasst, auch nach der neuesten Publication von Meunier über den Nucleolus von Spirogyra [1]), die während des Druckes dieser Arbeit erschienen ist. Meunier hält, im Anschluss an Carnoy, den Nucleolus für den wahren Kern der Spirogyra [2]) und lässt ihn die Kernplatte bilden. Die Reactionen sollen diese Deutung stützen und sind gegen entgegengesetzt lautende Angaben von E. Zacharias gerichtet. E. Zacharias hält aber seine Angaben in einer bereits erschienenen Erwiderung aufrecht [3]) und sucht zu zeigen, dass in der That keine mikrochemischen Gründe vorliegen, den Nucleolus von Spirogyra für etwas anderes als einen Nucleolus zu halten. Ich kann Zacharias in dieser Auffassung nur beistimmen.

1) La Cellule, publié par Carnoy, Bd. III, p. 333.
2) l. c. p. 375, 390 u. a.
3) Bot. Ztg., 1888 Sp. 90.

XVIII. Zusammenfassung der Ergebnisse über Zelltheilung und Vielzellbildung bei höheren Pflanzen.

Zwischen den auseinanderweichenden secundären Segmenten verbleiben die Spindelfasern als primäre Verbindungsfäden. Cytoplasma dringt zwischen dieselben ein, um das Material für secundäre Verbindungsfäden abzugeben. Die der Nucleolarsubstanz entstammenden, tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes, die mit den secundären Segmenten zunächst gegen die Spindelpole wandern, bewegen sich alsbald von den Tochterkernanlagen aus gegen die Aequatorialebene. Ist diese erreicht, so wird durch locale Verdickung der Verbindungsfäden die Zellplatte angelegt. Die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes ziehen sich hierauf ganz auf den äquatorialen Abschnitt der Verbindungsfäden hin. Osmotisch wirksame Bestandtheile des Kernsaftes bewirken allem Anschein nach eine äquatoriale Ausweitung des Complexes der Verbindungsfäden. Neue Verbindungsfäden werden am Rande dieses Complexes hinzugebildet. In Zellen mit Lumen stellt das seitlich angrenzende Cytoplasma alsbald nur noch einen dünnen Schlauch, den Verbindungsschlauch, dar, der an das die beiden Schwesterkerne umgebende Cytoplasma ansetzt und den Complex der Verbindungsfäden in sich schliesst. Ein solcher individualisirter Verbindungsschlauch kommt nicht zur Ausbildung in Zellen die von Cytoplasma erfüllt

sind, die innere Abgrenzung des umgebenden Cytoplasma gegen den Complex der Verbindungsfäden ist aber die nämliche und die gleichen Ursachen bewirken die Ausweitung des letzteren. Während der Ausbildung der Zellplatte trennen sich die Verbindungsfäden von den Tochterkernanlagen und ziehen auf den äquatorialen Abschnitt zurück. Aus seitlicher Verschmelzung der Elemente der Zellplatte, der Dermatosomen, geht die Membran hervor. Im allgemeinen beginnt deren Bildung in der Mitte der Zellplatte und schreitet gegen die Ränder fort. — Bei geringem Querschnitt der Zelle kann die Scheidewand ihrer ganzen Ausdehnung nach auch simultan entstehen. In Zellen mit Lumen und bedeutendem Querschnitt werden die Verdindungsfäden von den fertig gestellten Membrantheilen zurückgezogen und ihre Substanz zur Bildung neuer Verbindungsfäden am Rande des Complexes verwendet. Die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes folgen diesen Plasmamassen. So kommt ein Ring von Verbindungsfäden, der die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes enthält, am Rande der fortwachsenden Scheidewand zu Stande und ergänzt dort die Zellplatte. Der Verbindungsschlauch erfährt eine fortschreitende Erweiterung und stellt schliesslich ein Gebilde von linsenförmigem Umriss dar. Die seitliche Ausdehnung des Verbindungsschlauches hat öfters dessen Abflachung und zugleich eine Annäherung der beiden Schwesterkerne, die er verbindet, zur Folge. An den Stellen, wo die Mutterzellwand erreicht ist, schwinden die Verbindungsfäden; ist die gesammte Scheidewand fertig, so löst sich der Verbindungsschlauch in einzelne Stränge auf.

Bei der Vielzellbildung in dem protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke werden meist Verbindungsfäden zwischen den Zellkernen ausgebildet, die ihrer Bedeutung nach den primären Verbindungsfäden zwischen Schwester-

kernen entsprechen. Diese Verbindungsfäden brauchen aber nicht immer in die Erscheinung zu treten. In gleicher Entfernung der Zellkerne werden nun zwischen den primären Verbindungsfäden, oder auch ohne deren sichtbare Betheiligung, kurze secundäre Cytoplasmafäden ausgebildet und eine Zellplatte ganz ebenso, wie in einem Complex von Verbindungsfäden bei der Zelltheilung, erzeugt. Die Länge der die Zellplatten producirenden Fäden kann hier aber im Extrem auf die Länge der Dermatosomen reducirt sein. Durch Verschmelzung der Dermatosomen gebt weiterhin auch hier die Membran hervor.

Bei simultaner Viertheilung in Pollen- und Sporenmutterzellen werden die fehlenden Complexe der Verbindungsfäden ganz ebenso wie im protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke ausgebildet.

In den Sporenmutterzellen von Anthoceros und den Makrosporenmutterzellen von Isoëtes werden die Verbindungsfäden zwischen den tetraëdrisch sich anordnenden Chromatophoren, ohne Betheiligung der Kerntheilung, ausgebildet.

XIX. Zusammenfassung der Ergebnisse über Zelltheilung bei Spirogyra.

Ein Ring bildet sich an der Mutterzellwand durch Verdickung des cytoplasmatischen Wandbelegs aus. In diesem Cytoplasma wird eine den Verbindungsfäden entsprechende Streifung sichtbar und es folgt die Ausbildung einer Zellplatte, aus welcher eine Membranleiste hervorgeht, die an die Mutterzellwand ansetzt. Am Rande dieser Leiste wird die ringförmige Zellplatte fortdauernd ergänzt. Dieselbe stösst bei ihrem weiteren Vordringen auf die mittleren Suspensionsfäden des sich theilenden Zellkerns und alsbald auch auf den stark erweiterten Verbindungsschlauch, der die beiden Tochterkernanlagen verbindet. Von diesem Augenblick an nimmt der Durchmesser des Verbindungsschlauches ab und schliesslich wird derselbe von dem vordringenden Cytoplasmaringe durchschnitten. Nachdem die inneren Ränder der ringförmigen Zellplatte in Verbindung getreten, wird die Scheidewandbildung abgeschlossen.

XX. Einige Bemerkungen zu der Kerntheilung bei *Protozoen*.

Es liegt hier nicht in meiner Absicht, die Vorgänge der Kerntheilung bei den Protozoen von allgemeinen Gesichtspunkten aus zu behandeln, und habe ich mich in der Einleitung bereits dahin ausgesprochen, dass eine solche Behandlung verfrüht wäre. Die in der Einleitung zugleich vertretene Ansicht, dass in der Kerntheilung der Protozoen abgeleitete Vorgänge vielfach vorliegen dürften, möchte ich hier aber noch weiter begründen. In der Einleitung führte ich bereits für diese Ansicht einige allgemeine Gründe an, dieselbe wird, so scheint es mir, auch durch die Thatsache gestützt, dass eine annähernd typische mitotische Kerntheilung neuerdings bei den Protozoen nachgewiesen worden ist. Es geschah dies durch Schewiakoff[1]) für den Süsswasserrhizopoden Euglypha alveolata. Das Gerüstwerk des Zellkerns dieser Euglypha geht in der Propbase durch Verkürzung und Verdickung der zahlreichen Kernfäden in das Knäuelstadium über. Während dieses Vorgangs werden feine, zwischen den Kernfäden ausgespannte Hyaloplasmabrücken eingezogen und die Kernfäden in Scheiben verschiedener Tinctionsfähigkeit und verschiedener

1) Ueber die karyokinetische Kerntheilung bei der Euglypha alveolata, Morph. Jahrb. Bd. XIII, 1887, p. 193.

Lichtbrechung differenzirt. Im lockeren Knäuelstadium erscheinen alle Kernfäden im peripherischen Theile der Kerne parallel zu einander angeordnet. Das Kernkörperchen schwindet alsdann vollständig. Die bis dahin geraden Fäden biegen sich jetzt in der Mitte um und bilden Schleifen mit Schenkeln von annähernd gleicher Länge. Diese Schleifen ordnen sich mit der Umbiegungsstelle nach der Mitte des Kerns, mit den Scheukeln radial nach aussen, so dass eine sonnenförmige Figur entsteht. Die Sonnenfigur geht, während der Kern sich an den Polen abplattet, in eine äquatoriale Sternform über. Dann treten im Innern des Kerns die Spindelfasern auf, sie sind, meint Schewiakoff, wahrscheinlich aus einer „achromatischen Substanz" des Kerns abzuleiten. Ihre Bildung schreitet von den Polen gegen die Aequatorialebene fort und Schewiakoff giebt an, dass sie sich in der Aequatorialebene zu fortlaufenden Fäden vereinigen. Unter dem richtenden Einfluss der Spindelfasern wird die Kernplatte alsdann fertiggestellt. Die Kernspindel streckt sich in der Richtung der Theilungsaxe. Die Kernplatte ist doppelt zusammengesetzt, sehr ähnlich einer solchen in dem protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke von Fritillaria. Die Kernfäden spalten sich hierauf der Länge nach und ihre Längshälften setzen sich in Bewegung nach den entgegengesetzten Polen. Es macht den Eindruck, als wenn die auseinanderweichenden Tochtersegmente längs der Spindelfasern dahingleiten möchten. Es entstehen alsbald die Tochtersterne und unmittelbar darauf die Tochtersonnen. Währenddem hat sich der Kern in die Länge gestreckt, eine bisquitförmige Gestalt angenommen und schnürt sich endlich in zwei gleiche Tochterkerne durch. Die Tochtersonnen gehen in die Tochterknäuel über, worauf die Kernfäden wieder durch zarte Brücken in Verbindung treten und das Netz-

werk des Ruhestadiums ausgebildet wird. — Diese Vorgänge, die ich hier nur in den Hauptzügen wiedergebe, schliessen, wie wir sehen, sehr nahe an die karyokinetischen Vorgänge bei höheren Thieren und Pflanzen an; der Hauptunterschied ist nur in der intacten Erhaltung der Kernwandung und der hierdurch sich nothwendig machenden Durchschnürung der Kernhöhle, die hier eigentlich erst zur definitiven Kerntheilung führt, gegeben. — Während die geschilderten Vorgänge sich im Innern des Euglypha-Kerns abspielen, sind aber auch in dem umgebenden Cytoplasma bestimmte Veränderungen zu beobachten. Zunächst sammelt sich helles Cytoplasma um den Kern an und zeigt, während sich letzterer im lockeren Knäuelstadium befindet, radiäre Streifung. Es muss in sehr nahe Beziehung zum Kern treten, denn es lässt sich sammt diesem aus dem Zellleib befreien. Die radiäre Strahlung hält bis in das Sonnen-Stadium an. Dann beginnt das helle Cytoplasma sich an den beiden Polen zu concentriren und differenzirt sich dort in Strahlen, die freilich nur geringe Entwicklung erreichen. An den Stellen, wo die Strahlen zusammenstossen, entsteht ein Polkörperchen und gleichzeitig beginnt im Kern die Bildung der Spindelfasern. Die Polkörperchen haben hier nicht unbedeutende Grösse und erinnern, worauf auch Schewiakoff hinweist[1]), an die Plasmakegel der Kernpole von Actinosphaerium. Im Stadium der Tochterknäuel schwindet die Strahlung an den Polen und die Polkörperchen werden, nach Schewiakoff, in die Kernsubstanz eingezogen. — Wie wir sehen, stimmen auch die im Cytoplasma sich abspielenden Vorgänge nahe mit denjenigen bei höheren Thieren und Pflanzen überein.

Hiermit ist nachgewiesen, dass mitotische Kerntheilung,

1) l. c. p. 223.

nach Art derjenigen der höheren Pflanzen und Thiere, auch bei den Protozoen vorkommt, und das bestärkt mich in der Ansicht, dass in ihr die ursprüngliche Form der mitotischen Kerntheilung, von der die anderen abzuleiten sind, gegeben sei. Ja, der Umstand, dass sie im Thier- und Pflanzenreich so übereinstimmend wiederkehrt, führt schon auf eine solche Vorstellung. — Als wesentliche Abweichung von der mitotischen Kerntheilung der höheren Thiere und Pflanzen bleibt für Euglypha alveolata nur die dauernde Abgrenzung der Kernhöhle und die damit zusammenhängende Durchschnürung derselben bestehen. Diese dauernde Abgrenzung der Kernhöhle dürfte nur dort möglich sein, wo die Kerntheilung nicht in eine Zelltheilung einzugreifen hat. So ist es bei den Protozoen, wo die Zelltheilung überhaupt wegfällt, vielleicht auch bei den Siphoneen und eventuell auch bei vielkernigen Algen und Pilzen, bei welchen Kern- und Zelltheilung unabhängig von einander erfolgen. — Bei Euglypha alveolata hält es Schewiakoff nur für wahrscheinlich, dass die Spindelfasern der Kernsubstanz entstammen; bei anderen Protozoën mag dies sicher der Fall sein und vielfach ist dort bereits die Zusammensetzung des Kerns aus merklich verschiedenen, sich gesondert haltenden Substanzen nachgewiesen. Dies hängt, so meine ich, eben auch mit der dauernden Abgrenzung des Kerns gegen das Cytoplasma zusammen, wie sie übereinstimmend für alle Protozoen von Bütschli[1]), R. Hertwig[2]), Pfitz-

1) Studien über die Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien 1876, p. 77 ff.

2) Ueber den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemmipara, Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XI, 1877, p. 160, Ueber die Kerntheilung bei Actinosphaerium Eichhorni, ebendas. Bd. XVII, p. 490.

ner[1]) und Gruber[2]) nachgewiesen worden ist. Wie bei Spirogyra nitida Cytoplasma zu Beginn jeder Mitose in die Kernhöhle eintritt, um die Spindelfasern zu bilden, so mag hier dauernd eine besondere, geformte Substanz in den Aufbau des Kerns eingegangen sein und die Aufgabe der Spindelfasern vollziehen; sie macht den Kern ganz unabhängig vom Cytoplasma, so dass er seine Theilung ohne Eingriff des letzteren auszuführen vermag. Ob schliesslich auch eine Befreiung von den polaren, richtenden Einflüssen des Cytoplasma möglich wird, mag dahingestellt bleiben.

Die bei den Protozoen sich geltend machenden Verschiedenheiten in dem Aufbau und in dem karyokinetischen Verhalten der Zellkerne, regen von neuem die Frage auf, wie weit solche Unterschiede nicht auch innerhalb der Metazoen, namentlich der unteren Classen derselben, möglich sind. Auf ziemlich weit gehende Unterschiede weist ja bereits die Uebersicht hin, die ich in dieser Arbeit gegeben, und manche an die Protozoen nahe anschliessenden Mitosen dürften bei weiterer Forschung noch aufzudecken sein.

---

1) Zur Kenntniss der Kerntheilung bei den Protozoen, Morph. Jahrb. Bd. XI, 1885 p. 461.

2) Der Theilungsvorgang bei Euglypha alveolata, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV, 1881 p. 431. Die Theilung der monothalamen Rhizopoden. Ebend. Bd. XXXVI, 1881 p. 104. Ueber Kerntheilungsvorgänge bei einigen Protozoen, Ebendas. Bd. XXXVIII, 1883 p. 372. Ueber Kern und Kerntheilung bei den Protozoen, Ebendas. Bd. XL, 1884 p. 121. Studien über Amoeben, Ebendas. Bd. XLI, 1884 p. 186.

XXI. Verwerthung einiger Ergebnisse für die Befruchtungsfragen.

Die Fragen der Kerntheilung und der Befruchtung greifen so vielfach in einander, dass jeder Fortschritt auf dem einen Gebiete die Aufgaben auf dem anderen unmittelbar fördert. So mögen sich denn auch, wie ich glaube, aus den hier niedergelegten Thatsachen einige neue Gesichtspunkte für die Beurtheilung der Befruchtungsfragen ergeben.

Die von E. Van Beneden[1]) zuerst sichergestellte Thatsache, dass bei der Befruchtung im Ei von Ascaris megalocephala die vom Eikern und Spermakern stammenden Kernfäden nicht verschmelzen, verliert alles Auffällige von dem Augenblick an, wo erwiesen ist, dass die Kernfäden überhaupt in den Kernen getrennt bleiben und durch die aufeinander folgenden Theilungen hindurch selbständig fortbestehen.

In dem Zusammentreten der Kernfäden von Spermakern und Eikern liegt sicher der Schwerpunkt der Befruchtung; ob dies Zusammentreten aber an sich schon ausreicht, um die Weiterentwicklung des Keimkerns zu ermöglichen, ist eine offene Frage.

E. Van Beneden hält auf Grund seiner Beobachtungen

1) Zuletzt in Nouvelles recherches, 1887, p. 25 ff.

an Ascaris megalocephala eine Copulation der Kerne für eine nebensächliche Erscheinung, die Befruchtung beruht nach ihm im wesentlichen in dem Ersatz eines halben Kerns, der in Gestalt von Richtungskörpern aus dem Ei beseitigt wurde, durch einen halben Kern, der durch das Spermatozoon in das Ei eingeführt wird. Sobald die beiden halben Kerne im Plasmakörper des Eies vertreten sind, nimmt E. Van Beneden die Befruchtung als vollzogen an, und sei es in der Folge ganz gleichgültig, ob diese beiden Kerne sich zu einem Kern vereinigen oder nicht [1]. — Dem entgegen sind die Gebrüder Hertwig [2]) auf Grund experimenteller Versuche über den Einfluss äusserer Agentien auf den Befruchtungs- und Theilungsvorgang der thierischen Eier zu der Ueberzeugung gelangt, dass bei Strongylocentrotus lividus selbst eine Aneinanderlagerung von Spermakern und Eikern nicht ausreicht, um eine normale Befruchtung zu vollziehen, und „dass nur dann, wenn die Substanzen von Ei- und Spermakern sich ganz durchdringen, Kerne entstehen, welche mit allen für die weitere Entwicklung nöthigen Lebenseigenschaften ausgerüstet sind" [3]). Bleiben die Kerne im Ei von Strongylocentrotus lividus getrennt, so ist nur eine bedingte Weiterentwicklung derselben, die nicht über eine „faserige Differenzirung" hinausgeht, möglich. Wichtig erscheint die weitere Feststellung, dass auch eine bedingte Weiterentwicklung des Eikerns erst möglich ist, wenn sich ein Samenfaden im Ei befindet, und dass andererseits der Kopf solcher

---

1) So nach der letzten Fassung in Nouvelles recherches, p. 27.

2) Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XX (XIII), Sep.-Ausgabe, p. 144.

3) Sep.-Ausg. p. 145.

Samenfäden, die in unreife Eier eingedrungen sind, unverändert bleibt bis zur Fertigstellung des ersten Richtungskörpers [1]. — Es unterliegt keinem Zweifel, dass auch bei Pflanzen überall dort, wo es bisher gelang, den ganzen Befruchtungsvorgang klarzulegen, dieser mit einer Copulation der beiden Zellkerne verbunden ist. Spermakern und Eikern legen sich an einander, die Kernwandungen werden an der Contactstelle aufgelöst und die beiden Kernhöhlen vereinigen sich zu einer einzigen. Man kann feststellen, dass mit diesem Vorgang eine Vermischung des Kernsaftes beider Kernhöhlen verbunden ist, und meist sieht man auch die Nucleolen beider Kerne mit einander verschmelzen [2].

E. Van Beneden stellt diese Angaben nicht in Abrede, meint aber, dass dieselben gegen seine Theorie der Befruchtung nicht angerufen werden können. Denn, meint er, die Thatsache, dass es für eine Thierspecies, Ascaris megalocephala, sichergestellt ist, dass eine normale und vollständige Entwicklung des Keimes sich vollziehen kann, ohne vorausgehende Copulation der „Vorkerne", beweist unwiderruflich, dass das Wesen der Befruchtung nicht in der Vereinigung der Vorkerne liegen kann [3].

Wie mir scheint, lassen sich aber diese verschiedenen Auffassungen des Befruchtungsvorgangs unter einen Gesichtspunkt bringen, sobald man festhält, dass die Vereinigung der Kerne, je nach den Objecten, in verschiedenen Entwicklungsstadien erfolgt. Bei Ascaris megalocephala findet die Vereinigung der beiden Kerne im vorgerückten Stadium der Prophase, nach Schwund der Kernwandung statt; die-

1) Sep.-Ausg. p. 146.

2) E. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, p. 85.

3) Nouvelles recherches, p. 34.

selben kommen erst zusammen, wenn sie die Furchungsspindel bilden, während bei Strongylocentrotus lividus und bei Pflanzen die Vereinigung im Ruhezustande vor sich geht. Ja, O. und R. Hertwig heben ausdrücklich hervor, dass bei Strongylocentrotus lividus die Vereinigung der beiden Kerne gar nicht mehr möglich ist, sobald dieselben in die „faserige Differenzirung" eingetreten sind [1]. Je nach dem Stadium, in welchem Spermakern und Eikern sich vereinigen, müssen aber die äusseren Merkmale der Vereinigung verschieden sein. Auch bei Strongylocentrotus lividus ist, wie O. und R. Hertwig gezeigt haben, ein Eintritt des Eikerns und Spermakerns in die Prophase, ohne vorherige Vereinigung derselben möglich. Nicht anders ist es bei Ascaris megalocephala. Während aber bei letzterer die Vereinigung der in die Prophase eingetretenen Kerne noch stattfinden kann, ja für gewöhnlich erst dann erfolgt, unterbleibt sie bei Strongylocentrotus, wenn die Prophasen in den getrennten Kernen eingeleitet worden sind. Eine Vereinigung der beiden Kerne zu einer Theilungsfigur ist aber ebenso bei Ascaris megalocephala wie bei Strongylocentrotus lividus nothwendig. — Was es bedingt, dass ohne eine solche Vereinigung die normale Weiterentwicklung nicht möglich ist, darüber lassen sich nur Hypothesen anstellen. Da wir bei Pflanzen so deutlich sehen, dass eine Vermischung des Kernsaftes und der Nucleolarsubstanz der beiden copulirenden Kerne erfolgt, so könnten wir annehmen, dass durch diesen Vorgang erst die Anregung zu einer Weiterentwicklung des Keimkerns gegeben werde. Dagegen liesse sich freilich geltend machen, dass vielfach bei Thieren der Spermakern noch ohne Kernsaft, als relativ dichtes Gebilde, mit dem Eikern verschmilzt

1) Sep.-Ausg., p. 142.

und dass auch bei Pflanzen der Spermakern sich mit Kernsaft und Nucleolus meist erst im Innern des Eikerns beladet. Kernsaft und Nucleolen sind aber, wie ich im Laufe dieser Untersuchung zu zeigen suchte, Producte der Thätigkeit der Kernfäden, und so werden denn diese Producte von dem Spermakern in specifischer Weise gebildet werden, auch wenn er das Material zu denselben aus dem Eiplasma schöpft. Ebenso könnte es für das Wesen der Einwirkung dieser Producte gleichgiltig erscheinen, ob die Kernfäden des Spermakerns erst nach Vereinigung mit dem Eikern in Thätigkeit treten. Es kann aber, unseren sonstigen Erfahrungen nach, keinem Zweifel unterliegen, dass auch in der Furchungsspindel von Ascaris megalocephala sich der Kernsaft beider Kerne sammeln muss. Der vermischte Saft beider Kerne mag einen chemischen Reiz auf die Kernfäden ausüben und deren Weiterentwicklung, vor Allem vielleicht deren Längsspaltung, anregen. Für eine ähnliche Anregung spricht ja auch die schon angeführte, von den Gebrüdern Hertwig beobachtete Erscheinung, dass der Eikern bei Strongylocentrotus lividus in die beschränkte Entwicklung, derer er im getrennten Zustande fähig ist, nur dann eintritt, wenn ein Spermatozoon in das Eiplasma eingedrungen ist, und dass andererseits ein Spermakern im unreifen Ei unverändert bleibt, so lange, als nicht die Bildung des ersten Richtungskörpers erfolgte. In beiden Fällen spielen sich somit die Veränderungen in dem einen Kern unter dem Einflusse des anderen ab, wohl direct oder indirect angeregt durch Producte, welche diese Kerne an das Eiplasma abgeben.

Nehmen wir aber eine Einwirkung der Kernproducte auf die Weiterentwicklung des Keimkerns nicht an, so werden wir fast mit Nothwendigkeit auf eine dynamische Wechselwirkung der im Keimkern vereinten Kernfäden hingewiesen.

Den *Befruchtungsvorgang* möchte auch ich in die Vereinigung der Fäden vom Spermakern und Eikern verlegen, doch die Weiterentwicklung des Keimkerns von der Vermischung des Products beider Kerne abhängig machen. Aus letzterem Umstande erklärt sich ungezwungen die Copulation der Kernhöhlen, welche ja an fast allen Objecten in der auffälligsten Weise sich vollzieht. — Das Wesen des Kerns liegt ausserdem in den Kernfäden begründet, so dass es bei der Vereinigung von Kernfäden doch stets auf eine Copulation der Kerne hinauskommt, auch wo die beiden Kerne bei ihrer Vereinigung nicht mehr von einer Kernwandung umgeben sind. Daher dürfte es wohl auch in Zukunft bei der Definition bleiben, dass das Wesen der Befruchtung auf der Copulation von Spermakern und Eikern beruht.

Ich habe schon früher nachzuweisen gesucht, dass die Vorbereitungen, welche die für den Geschlechtsakt bestimmten Zellkerne erfahren, so weit nachweisbar, nur auf einer entsprechenden Reduction der Masse der Kernfäden beruhen. Dann war ich bemüht, zu zeigen, dass die Theilungen der progamen Kerne gleiche, nicht ungleiche Producte liefern. Endlich sprach ich die Ansicht aus, dass die beiden copulirenden Zellkerne gleich sind. — Das Verhalten der Zellkerne in den Pollenkörnern habe ich in Beziehung auf alle diese Fragen nochmals einer sorgfältigen Prüfung unterworfen. Ich untersuchte vornehmlich Chlorophytum Sternbergianum, Convallaria majalis, Hyacinthus orientalis, Amaryllis Tettaui, Chamaedorea Arenbergiana und Malva crispa. Das Resultat blieb sich in allen diesen Fällen gleich. Die Thei-

---

1) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung, 1884, p. 8, 82, 153 u. a. m.

lung der Kernfäden des progamen Kernes im Pollenkern, die einen Wendepunkt in der Entwicklung der generativen Kerne bedeutet, erfolgt in gewohnter Weise durch Längsspaltung und liefert somit gleiche Producte. Dass eine Längsspaltung der Kernfäden, so wie sie thatsächlich in der Beobachtung vorliegt, ungleiche Theilungsproducte liefern sollte, halte ich für ausgeschlossen, und wir finden hier denn auch thatsächlich, dass die auseinanderweichenden secundären Segmente in jeder Weise gleich reagiren. Erst nach Trennung der generativen von der vegetativen Zelle machen sich Differenzen im Verhalten der beiden Kerne geltend, indem der generative Kern im dichten Knäuelstadium verharrt und dem entsprechend stark tingirbar bleibt, während der vegetative Zellkern in das Gerüststadium eintritt, demgemäss an Tinctionsfähigkeit verliert und weiterhin eine allmähliche Degeneration erfährt. Chlorophytum Sternbergianum, das seiner, auf dem betreffenden Entwicklungsstand ganz durchsichtigen, nicht cutinisirter Pollenkörner wegen, ein vorzügliches Beobachtungsobject abgiebt, soll hier wieder besonders als Beispiel herangezogen werden. Die Theilung des progamen Zellkerns vollzieht sich in ganz derselben Weise wie beim zweiten Theilungsschritt in der Pollenmutterzelle und die Längshälften der Segmente, je zwölf an der Zahl, rücken aus einander. Die Differenz in den beiden Schwesterkernanlagen macht sich erst geltend, nachdem dieselben die Kernwandung erhalten haben, indem, wie schon erwähnt, der generative Kern jetzt in seiner Entwicklung stehen bleibt, der vegetative Kern in derselben fortschreitet. Der vegetative Kern allein nimmt an Grösse zu, erhält ein, respective zwei Kernkörperchen und bildet aus seinen Fäden das Gerüstwerk aus. Das Kernkörperchen des vegetativen Kerns gleicht alsbald an Grösse demjenigen des progamen Kerns,

während der generative Kern entweder überhaupt kein Kernkörperchen erhält oder sich mit einem sehr kleinen begnügen muss. Beim Reifen des Pollenkerns erleidet der generative Kern eine nicht unbedeutende Streckung und liegt in seiner spindelförmig gestreckten Zelle der Pollenwandung an. Der vegetative Kern hat alsdann sein Kernkörperchen eingebüsst und stellt ein unregelmässiges Gebilde mit sehr zartem Gerüst, ähnlich wie ich es früher etwa für Convallaria Polygonatum abgebildet habe, dar [1]). Bei Chlorophytum Sternbergianum verfolgte ich, wie im Laufe dieser Untersuchungen bereits angegeben wurde, auch das weitere Schicksal des generativen Zellkerns. Derselbe theilt sich noch einmal, wie das ja auch sonst zum Mindesten geschieht [2]), bevor er dazu gelangt, als Spermakern verwendet zu werden. Bei dieser Theilung, die normaler Weise im Pollenschlauch, bei künstlichen Culturen im Pollenkern erfolgt, zeigt der generative Zellkern, der sich engen Raumverhältnissen anzupassen hat, eine schmale, doppelt zusammengesetzte Kernplatte, die an jeder Seite je sechs Segmente führt. Diese Kernplatte kommt durch fächerförmige Umlegung der Segmente, wie wir sie eingehend bei Fritillaria studirt haben, zu Stande. Die Längsspaltung der zwölf Segmente ist unschwer festzustellen und die Producte auch dieses letzten Theilungsschrittes sind somit einander in jeder Weise gleich. Diese durch den letzten Theilungsschritt erzeugten Schwesterkerne, an Masse stark reducirt, verharren beide im dichten Knäuelstadium, bleiben somit stark tingirbar. In solchem Zustand dringt einer derselben, wie aus meinen älteren Angaben [3]) für Li-

1) Vergl. Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang, p. 9, 23, Taf. I, Fig. 7.

2) Ebenda, p. 15.

3) Ebenda, p. 56 ff.

liaceen, Orchideen, Monotropa u. s. w. bekannt ist, bis zum Eikern vor. Erst im Innern des Eies nimmt er die Structur des Ruhezustandes an und gelangt so zur Copulation mit dem Eikern.

Das Resultat meiner jetzigen Untersuchung ist somit das nämliche wie der früheren, die Theilungsproducte der Zellkerne, die den Spermakern liefern, sind in allen Theilungsschritten gleich und der Theilungsvorgang ist überall die typische Längsspaltung. Von der Beseitigung eines halben Kerns kann bei diesem Vorgang nicht die Rede sein und kommt es nur auf eine entsprechende Reduction der Masse der Kernfäden hinaus. Letztere mögen gleichzeitig ihre Eigenschaften verändern, doch geschieht dies in Folge ihrer fortschreitenden Entwicklung, nicht in Folge einer Ungleichheit der Theilungsproducte.

Auch in den aufeinander folgenden Theilungsschritten, die zur Bildung des Eikerns im Innern des Embryosacks führen, ist eine fortschreitende Verminderung der Masse der Kernfäden zu constatiren. Dass die Theilung hier bis zuletzt durch Längsspaltung erfolgt, hat Guignard für Lilium erwiesen [1]) und kann ich dasselbe für Allium fistulosum bestimmt behaupten. Ja, meinen sonstigen Erfahrungen nach kann ich gar nicht daran zweifeln, dass auch hier, in allen Fällen, die Theilungen mit Längsspaltung der Fäden bis zuletzt anhalten und gleiche Producte liefern.

Für Ascaris megalocephala hatte bereits Nussbaum die Theilungsvorgänge, die zur Bildung der Richtungskörper führen, auf Längsspaltung zurückgeführt [2]). Dass diese

---

1) Nouvelles recherches, p. 336.

2) Ueber die Veränderung der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung, ein Beitrag zur Lehre der Vererbung. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXIII, p. 168.

Längsspaltung gleiche Producte liefert, wird durch die interessante Beobachtung Boveri's [1]) sichergestellt, dass die Elemente des ersten Richtungskörpers, falls sie abnormer Weise im Ei verbleiben, einen Eikern liefern, der sich von dem normalen in keiner Weise unterscheidet. Somit ist die Auffassung E. Van Beneden's [2]) nicht zu halten, dass die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala auf der Ausstossung ganzer Kernfäden beruhen sollte. Gegen einen solchen Vorgang und für eine gewöhnliche Kerntheilung mit Längsspaltung hat sich, ausser den schon Angeführten, ganz neuerdings auch Kultschitzky [3]) ausgesprochen.

Die beiden im Befruchtungsacte sich vereinigenden Kerne sind bei Pflanzen gleich, wenigstens lassen sie sich nicht mikrochemisch unterscheiden. Ich habe auf diesen Punkt meine Aufmerksamkeit von neuem gerichtet und denselben bei Spirogyra polytaeniata und bei Orchideen einer eingehenden Prüfung unterworfen. Bei Spirogyra polytaeniata liegt, wie schon erwähnt wurde, ein geraumer Zeitintervall zwischen der Vereinigung der Copulationswarzen und der Verschmelzung des Inhalts der copulirten Zellen. Während dieser Zeit erfahren die Kerne der copulirenden Zellen eine Veränderung, die mit einer Zunahme der Grösse und des Inhalts verbunden ist. Diese Veränderung schreitet ganz parallel in den vereinigten Zellenpaaren fort und es ist mir mit Hilfe von Verdauungsflüssigkeiten, von rauchender Salzsäure und von Eau

1) Zellen-Studien, p. 74.

2) Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire, p. 196 ff, 387 ff.

3) Ergebnisse einer Untersuchung über die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala, Sitzungsber. d. math.-phys. Cl. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1888, p. 17.

de Javelle nicht möglich gewesen, einen Unterschied zwischen den zur Vereinigung bestimmten Zellkernen zu entdecken. Nicht anders erging es mir bei Orchis maculata, Gymnadenia conopsea und Himantoglossum hircinum. Zur Untersuchung diente hier Alcohol-Material und ausser den zuvor genannten Reagentien wurden auch noch verschiedene Farbungsmittel angewandt. Die beiden in Copulation begriffenen Zellkerne reagirten völlig gleich, so dass es schlechterdings nicht mehr möglich war, den Spermakern von dem Eikern zu unterscheiden. Auf eine eben solche Gleichheit im Verhalten der beiden an einander tretenden Kerne weisen auch die Abbildungen von E. Van Beneden für Ascaris megalocephala [1]), diejenigen Carnoy's für andere Nematoden [2]) hin. Auch Kultschitzky bemerkt ausdrücklich, dass die beiden „Pronuclei" von Ascaris megalocephala „vollkommen gleich gebaut erscheinen" [3]).

Zu einem anderen Ergebniss kommt hingegen neuerdings E. Zacharias [4]) Derselbe findet, dass der Spermakern besonders reich an „Nuclein" sei, während im Eikern Nuclein sich nicht nachweisen lasse, in demselben vielmehr „ein Netzwerk oder Gerüst" mit den Reactionen des „Plastins" vorliege. Es sei daher die Vermuthung nahegelegt, „dass die Eizelle ohne Befruchtung sich deshalb nicht weiter entwickeln kann, weil sie zu nucleinarm ist, und dass ferner die thatsächlich beobachtete Vermehrung des Nucleingehaltes durch das eindringende männliche Element die Eizelle in den

---

1) Vergl. vornehmlich die Figuren 2, 3, 4, 5, Taf. I, in Nouvelles recherches.

2) La cytodiérèse de l'oeuf, die Figuren auf Taf. VIII.

3) l. c., p. 18.

4) Bot. Ztg., 1887, p. 354.

Stand setzt, sich zum Embryo auszubilden“ [1]). — Dass E. Zacharias den Spermakern chromatinreicher fand, hängt aber nur mit dem Zustande zusammen, in welchem er ihn untersuchte. In der That befindet sich nämlich, wie wir gesehen haben, der Spermakern während seiner Wanderung nach dem Ei in einem dem dichten Knäuelstadium entsprechenden Zustande, ist daher sehr chromatinreich. Ein ähnliches Verhalten zeigen auch die pflanzlichen Spermatozoiden, die aus Kernen hervorgehen, die zuvor in das dichte Knäuelstadium getreten sind. In einem ähnlichen Zustande befindet sich endlich auch der zum Kopf umgeformte Zellkern in den Spermatozoen höherer Thiere. Der Eikern hingegen, der den Spermakern erwartet, befindet sich bei Pflanzen, und wohl vorwiegend auch bei Thieren, im Ruhestadium und ist daher chromatinarm, aber lininreich. In allen denjenigen Fällen, in welchen der Spermakern und Eikern im gleichen Entwicklungsstadium zur Vereinigung gelangen, sind sie auch in ihren Reactionen völlig gleich; ihre Reactionen erweisen sich aber als verschieden, wenn sie, wie das ja ebenfalls bei einzelnen thierischen Objecten der Fall, in verschiedenen Stadien copuliren. Der Spermakern ist dann meist noch nicht in das Ruhestadium getreten, relativ klein, aber chromatinreich. Es ist aber auch möglich, wie das Beispiel der Neunaugen lehrt, dass der Spermakern chromatinärmer bei der Vereinigung erscheint; wenigstens giebt A. A. Böhm an, dass die Spermatomeriten, wie er die dem Kopf des Spermatozoons entstammenden Segmente nennt, „im Allgemeinen weniger Chromatin enthalten“, wie die aus dem Eikern hervorgegangenen „Karyomeriten“ [2]). Dass der Ei-

1) l. c. Sp. 385.

2) Ueber die Befruchtung des Neunauges, Stzber. d. math. phys. Cl. d. Akad. d. Wiss. zu München, 1887, p. 61.

kern, wie E. Zacharias angiebt[1]), substanzärmer als die Zellkerne des umgebenden Gewebes bei den höheren Pflanzen erscheint, wird durch den Umstand erklärt, dass die Substanzmasse der Kernfäden in den Kernen der Sexualzellen vermindert wird.

Auch nach dem Vorausgehenden bleibt aber der Ausspruch von Sachs bei Recht bestehen, dass bei der Befruchtung der Eizelle etwas zugeführt wird, dessen sie zur Weiterentwicklung bedarf[2]). Wir sind aber zu dem Resultate gelangt, dass, von individuell bedingten Verschiedenheiten abgesehen, die Befruchtung auf einer Vereinigung gleicher Kernfäden beruht, deren Weiterentwicklung durch die Vermischung des Kernsaftes, um es kurz so auszudrücken, angeregt wird. Das Spermatozoon, das muss ich auch annehmen, ist vom Eikern in seiner Beschaffenheit verschieden, denn es deutet, nach Sachs's scharfer Formulirung, Verschiedenheit der Form immer auf Verschiedenheit der materiellen Substanz hin[3]). Diese verschiedene Beschaffenheit kommt aber dem Spermatozoon nur so lange zu, als es Spermatozoon bleibt; im Innern des Eies erfährt es rückläufige Veränderungen, die es der Substanz des Eikerns gleich machen. Je reifer die Köpfe der Spermatozoen von Salamandra sind, desto intensiver tingiren sie sich. Es muss also, schreibt Flemming, die Substanz des vollreifen Kopfes chemisch etwas verschieden von dem Chromatin des unreifen Kopfes sein. Auf blosse Verdichtung lässt sich diese Zunahme der Tinctionsfähigkeit nicht zurückführen,

1) Bot. Ztg., 1887, Sp. 372.

2) Vergl. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Auflage, 1887, p. 821.

3) Ebendas.

vielmehr liegt es, nach Flemming, aus verschiedenen Gründen nahe anzunehmen, dass es sich um einen Uebergang des Chromatins in einen Körper handelt, welcher irgend eine Annäherung zu den Lecithinen, Myelinen und Fetten bietet[1]. Diese Angaben Flemming's weisen also auf ganz bestimmte, durch die Beobachtung bereits geforderte, chemische Umwandlungen in der Substanz der Spermatozoen hin. Andererseits sind aber die zur Copulation gelangenden Kerne in den meisten Fällen in Aussehen und Reactionen völlig gleich, so dass auch die Anwendung der Sachs'schen Prämisse die Annahme gleicher Substanzen in denselben zulässt. Dies gilt freilich soweit nur, als die Mittel unserer Untersuchung reichen, die es ja auch nicht ermöglichen, dass wir Zellkerne verschiedener Pflanzen von einander dem Bau und der chemischen Zusammensetzung nach unterscheiden, während wir doch nothgedrungen eine stoffliche Verschiedenheit, ein verschiedenes Idioplasma, in denselben annehmen müssen.

Ich habe mich bereits in dem Abschnitt, der über die Zahl der Kernfäden handelt, dagegen ausgesprochen, dass dieser Zahl eine all zu grosse Bedeutung beigelegt werde. Wir fanden, dass diese Zahl gewissen Schwankungen in den Geweben unterliegen kann, ohne dass die Eigenschaften der Gewebe dadurch beeinflusst werden. Wirklich constant fanden wir die Zahl der Kernfäden nur in den generativen Zellen und glauben, dass dies in der That der einfachste Weg ist, auf dem eine Gleichheit der bei der Befruchtung zu vereinigenden Masse der Kernfäden erzielt wird. Dass aber in der Zahl selbst der Schwerpunkt nicht liegt, das

---

1) Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatosomen bei Salamandra maculosa, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXI, p. 85, 86.

zeigt schon der Umstand, dass nahe verwandte Pflanzen und Thiere so bedeutend in der Zahl der Kernfäden ihrer generativen Zellen abweichen können. Wir fanden bei Liliaceen in den generativen Zellen 8, 12, 16 und 24 Kernfäden, und Boveri giebt nur zwei Segmente für das Keimbläschen von Ascaris megalocephala, 24 für dasjenige von Ascaris lumbricoides an [1]).

Die Vereinigung einer gleichen Anzahl von Kernfäden bei der Befruchtung ist freilich bis jetzt nur für wenige Fälle erwiesen. Den Ausgangspunkt bildeten die Angaben von E. Van Beneden für Ascaris megalocephala [2]), wo je zwei Kernfäden vom Spermakern und Eikern geliefert werden. Eine eben solche Gleichheit für die Zahl der Kernfäden giebt Carnoy für andere Nematoden an: Spiroptera strumosa, Coronilla robusta, Filaroides mustelarum, Ophiostomum mucronatum, und zwar sollen bei Filaroides die beiden Kerne je 8, bei Spiroptera und Ophiostomum je 6, bei Coronilla je 4 Kernfäden liefern [3]). Da sich alle diese Daten auf Nematoden beziehen, so dürften Beispiele aus dem Pflanzenreich, wo Zahlengleichheit der Fäden in den copulirenden Zellkernen allgemein vorzuliegen scheint, nicht unwillkommen sein. Ja, diese letzteren Beispiele gewinnen um so mehr an Bedeutung, als sie einem ganz anderen Gebiete entnommen sind und daher die Vorstellung von einer allgemeineren Bedeutung der in Frage stehenden Erscheinung stützen. Wir haben gesehen, dass die Pollenmutterzellen von Lilium stets zwölf Kernfäden führen, und haben für zwei Liliaceen fest-

1) Zellen-Studien p. 14 und 68.

2) Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire, p. 310.

3) La cytodiérèse de l'oeuf in la Cellule, Bd. III, p. 69.

gestellt, dass die Zahl der Kernfäden der Pollenmutterzelle bis zur letzten Theilung des generativen Kerns im Pollenschlauch unverändert erhalten bleibt. Andererseits hat Guignard, ganz unabhängig von den hier in Betracht kommenden Fragen, erwiesen, dass die Zahl zwölf auch constant für die Kernfäden im Eiapparate von Lilium ist. Für Pflanzen wird sich aber die Zahlengleichheit der bei der Befruchtung zu vereinigenden Kernfäden nur auf dem hier betretenen, indirecten Wege nachweisen lassen, da die Kerne im Ruhestadium copuliren, wo eine Abzählung der Kernfäden nicht möglich ist. — Als sehr wahrscheinlich kann ich die Uebereinstimmung in der Zahl der Kernfäden auch für Orchideen bezeichnen. Zunächst sei an das, was völlig sicher ist, erinnert, dass sich nämlich Spermakern und Eikern während der Copulation bei den Orchideen vollständig gleichen. Ich habe das auf das Eingehendste für Orchis maculata, Gymnadenia conopsea und Himantoglossum hircinum festgestellt und kann auch auf meine früheren Abbildungen hinweisen[1]), welche dies schon zeigen. Wie bereits erwähnt wurde, sind Spermakern und Eikern während der Copulation meist gar nicht mehr zu unterscheiden, da auch ihre Kernkörperchen gleiche Grösse besitzen und augenscheinlich die Substanzmengen des Gerüstwerkes vollständig gleich sind. Das weist bereits auf eine gleiche Zahl von Kernfäden hin, die ich, den zahlreich vorgenommenen Zählungen nach, auf 16 schätzen möchte. Diese Zählungen wurden zunächst in den Pollenmutterzellen von Gymnadenia conopsea ausgeführt. Da sich die Pollenmutterzellen eines Faches fast alle zugleich in Theilung befinden, die aus jeder einzelnen Archesporzelle

---

1) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang, Taf. II, Fig. 68 bis 71.

hervorgegangenen Pollenmutterzellen annähernd dasselbe Theilungsstadium aufweisen, so sind in dieser Beziehung die Bedingungen für die Beobachtung scheinbar günstig. Schwierigkeiten erwachsen aber aus dem theilweisen Contact der Elemente innerhalb der Kernplatte. Dieser Contact lässt sich auch durch Behandlung mit Eau de Javelle nicht aufheben. Am besten ist die Zählung noch in demjenigen Stadium auszuführen, das die Segmentpaare getrennt von einander an der Kernwandung zeigt. Da gelang es auch mit Eau de Javelle, die Segmentpaare in den mit Alcohol fixirten Präparaten noch weiter auseinander zu treiben. Nicht wesentlich bequemer war die Zählung der Segmente in den *progamen Zellkernen von* **Gymnadenia conopsea**, wohl aber gelingt sie unschwer in den progamen Zellkernen von Cypripedium. Ich benutzte Cypripedium barbatum für die Untersuchung und fixirte das Material unmittelbar mit Essigsäure-Jodgrün. Die Cypripedien besitzen bekanntlich isolirte Pollenkörner, die sich durch Rollen in die gewünschte Lage somit bringen lassen; ausserdem haben sie relativ grosse Zellkerne aufzuweisen. Dass die progamen Zellkerne sechzehn Segmente führen, konnte ich hier auf das Bestimmteste nachweisen. Die Zahl 16, zu der ich gelangte, wird auch von Guignard für verschiedene Orchideen als wahrscheinlich angegeben [1]), so dass dieselbe in dieser Familie zum mindesten sehr verbreitet sein muss. — Um für die Embryosackkerne zu einem einigermaassen sicheren Resultate zu gelangen, mussten Tausende von Samenknospen bei sehr starker Vergrösserung durchgesehen werden. Ich wandte vornehmlich Alcohol-Material, doch auch mit Chromessigsäure fixirte Samenknospen an, die mit Safranin respective

1) Nouvelles recherches, p. 354.

Hämatoxylin tingirt, mit Origanumöl aufgehellt und in Canadabalsam eingebettet waren [1]). Die Zählungen lassen sich noch am besten an den Kernplatten der Tochterkerne vornehmen, die aus der Theilung des primären Embryosackkerns hervorgegangen sind. Diese Tochterkerne, welche die beiden Enden des Embryosacks einnehmen, theilen sich in einer zur Längsaxe des Embryosacks mehr oder weniger schrägen, ja selbst senkrechten Lage, so dass man polare Ansichten der Kernplatten leichter erhalten kann. Als Mittel der zahlreichen Zählungen ergab sich dann auch hier die Zahl von 16 Segmenten. — Sicher ist, dass diese Zahl weit höher im Keimkern und den folgenden Kernen der Embryonalanlage wird. Ich bin zwar nicht in der Lage, bestimmt anzugeben, dass es sich dort um 32 Kernfäden handelt, doch darf ich diese Zahl als wahrscheinlich bezeichnen. — Sehr erwünscht erschien es mir, die Uebereinstimmung der Segmentzahl in den generativen Zellen auch auf die Gattung Allium auszudehnen, die nur acht Segmente in den Kernplatten der Pollenmutterzellen führt. Ich wählte Allium fistulosum zur Beobachtung. Die grossen Schwierigkeiten, welche die Untersuchung hier zu überwinden hatte, liessen sich nur durch einen sehr bedeutenden Zeitaufwand heben. Ich stellte aufeinanderfolgende Querschnitte durch entsprechend junge Fruchtknoten dar, welche die Embryosäcke in etwas schräger Richtung trafen. Als der relativ günstigste Kern für die Zählung ergab sich alsbald derjenige des Archespors (der Embryosackmutterzelle), so dass ich schliesslich ganz vorwiegend auf diesen meine Aufmerksamkeit richtete. Die Zählung ergab in einer ganzen Anzahl von

1) Vergleiche das Nähere über diese Behandlungsweise in Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang, p. 56.

Fällen unzweifelhaft die Zahl acht. Sie liess sich unschwer an den Segmentpaaren während ihrer Vertheilung an der Kernwandung, noch besser in der Kernplatte, innerhalb der Kernspindel, vornehmen. Die Anzahl der Segmente wird hier bereits in dem Archesporkern fixirt, während die umgebenden Gewebezellen der Samenknospen sechzehn Segmente in ihren Kernen aufweisen. Das Bild welches der Archesporkern, zur Zeit wo die Kernfäden sich an die Kernwandung zurückziehen und die Längsspaltung erfahren, bietet, gleicht auffallend dem Bilde, das Guignard für das nämliche Stadium des Mutterkerns der Pollenmutterzellen von Allium ursinum entwarf [1]). Die Kernspindel, die aus dem Archesporkern hervorgeht, ist bedeutend gestreckt und erinnert in dieser Beziehung an die Kernspindeln, die Guignard für den primären Embryosackkern von Lilium-Arten abgebildet hat [2]). Die acht Doppelsegmente in der Kernplatte zeigen sich ganz ähnlich angeordnet, wie innerhalb der Kernplatte, die aus dem Mutterkern der Pollenmutterzellen derselben und anderer Allium-Arten hervorgeht [3]). — Auch bei einer dicotylen Pflanze, dem Helleborus foetidus, ist es mir nach Durchmusterung unzähliger Querschnitte durch entsprechend junge Fruchtknoten gelungen, die Zahl der Kernfäden im Archesporkern festzustellen. Diese Zahl war auch hier am besten im lockeren Knäuelstadium, zur Zeit der an der Kernwandung vertheilten Segmentpaare, zu gewinnen, sie beträgt zwölf, ganz ebenso wie in den Pollenmutterzellen.

Nach alledem darf es wohl als sehr wahrscheinlich gelten,

1) Nouvelles recherches, Taf. 18, Fig. 75.

2) Ebenda, Taf. 15, Fig. 6, 7, 10.

3) Vergl. die Abbildung von Guignard für Allium ursinum, l. c., Taf. 18, Fig. 77.

dass eine gleiche Anzahl von Kernfäden bei den höheren Pflanzen im Befruchtungsvorgang zur Vereinigung kommt.

Daraus folgt freilich nicht, dass eine solche Gleichheit im ganzen organischen Reiche nothwendig sein sollte. Ja, es giebt bereits Beobachtungen, welche direct gegen eine solche Verallgemeinerung sprechen und nothwendig die Annahme ungleicher Zahlen und einer ungleichen Substanzmenge der sich vereinigenden Kernfäden verlangen. Als auf ein extremes Beispiel möchte ich hier nur auf Arion empiricorum hinweisen. Nach Platner[1]) werden dem relativ segmentreichen Eikerne nur zwei Segmente vom Spermakern geliefert, und giebt Platner auch an, dass sich dann weiter „zwei der Karyosomen des Furchungskerns durch ganz charakteristisches Verhalten von allen übrigen unterscheiden, wodurch man zu der Annahme berechtigt wird, dass man es hier mit den beiden Spermaelementen zu thun hat" [2]). Auch in der Kernplatte der Furchungsspindel sollen im Resultat nur vier Segmentpaare auf den Spermakern zurückzuführen sein und einer weit höheren Zahl vom Eikern stammender Segmente sich zugesellen [3]). Nach einiger Zeit sind aber alle diese Segmente von einander nicht mehr zu unterscheiden.

Um eine gleiche Einwirkung beider Eltern auf das Kind auch in einem solchen Falle, wie ihn Arion empiricorum bietet, zu ermöglichen, müssten verschieden starke Potenzen den zur Vereinigung kommenden Substanzen innewohnen. Oder es müsste angenommen werden, dass in den ungleichen Mengen

---

1) Ueber die Befruchtung bei Arion empiricorum, Archiv für mikr. Anat., 1886, Bd. XXVII, p. 32.

2) l. c. p. 55.

3) l. c. p. 56, 66.

der von den beiden Eltern gelieferten Substanz doch gleiche Mengen von Idioplasma vertreten seien. Die gleiche Structur der zur Vereinigung kommenden Elemente spricht gegen eine solche Voraussetzung, es erscheint mir vielmehr weit einfacher anzunehmen, dass Vater und Mutter in ungleichem Maasse an der Zeugung des Kindes betheiligt seien. Der Einfluss der Mutter würde in solchen Fällen dominiren, ihr vorwiegend die Uebertragung erblicher Eigenschaften auf das Kind zufallen. Es ist ja wohl denkbar, dass auch dieser Weg der Vererbung, welcher die Mutter zur vorwiegenden Trägerin der erblichen Eigenschaften macht, in der Natur eingeschlagen worden sei. Bei hermaphroditen Organismen, die gleichzeitig als Vater und Mutter fungiren, würde diese Art der Befruchtung in ihren Ergebnissen wenig von der andern abweichen; aber auch bei getrenntgeschlechtlichen Organismen bliebe eine solche ungleiche Betheiligung der Eltern an der Zeugung des Kindes für den Bestand der Species ohne tiefgreifende Bedeutung. Nur der Einfluss der durch die männlichen Individuen neu erworbenen Eigenschaften wäre entsprechend geschwächt. Bastardirungsversuche könnten eventuell bei solchen Organismen interessante Ergebnisse liefern. In gewisser Beziehung würde sich eine solche Befruchtungsart der parthenogenetischen Entwicklung um einen Schritt nähern. — Hervorgehoben muss aber gleich werden, dass nicht überall, wo der Spermakern bei seiner Vereinigung mit dem Eikern kleiner als jener erscheint, auf ungleiche Mengen der Geschlechtsproducte ohne weiteres geschlossen werden kann. Ist nämlich der Spermakern bei seiner Vereinigung mit dem Eikern noch im Knäuelstadium, der Eikern aber im Ruhestadium, so wird ersterer naturgemäss dem letzteren an Grösse nachstehen, auch wenn die Substanzmenge der Fäden in beiden Kernen gleich ist.

Alle sicheren Beobachtungen im Thier- und Pflanzenreiche haben übereinstimmend bis jetzt ergeben, dass normaler Weise nur ein Spermatozoon, respective ein einziger generativer Zellkern die Befruchtung vollzieht. Solche Objecte, bei welchen die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass mehrere Spermatozoen normaler Weise in die Bildung des Spermakerns eingehen, sind somit nach den andern sichergestellten zunächst zu beurtheilen. Dieses ist um so nothwendiger, als thatsächlich Fälle von Polyspermie als normale Erscheinungen nachgewiesen sind, in welchen aber die überzähligen Spermatozoen eine sofortige Auflösung erfahren. Beim Neunauge [1]) dringt nur ein bevorzugtes Spermatozoid mit Kopf und Schwanz am animalen Pole des Eies in das Polplasma ein. Dann bohren sich aber, im Bereich des Polplasma, noch zahlreiche andere Spermatozoen durch die Eihülle hindurch und quellen die Köpfe derselben, *ganz oder zum Theil, zu hyalinen Tropfen*, die an der inneren Seite der Eihaut zu finden sind. Dann erscheint an dieser Stelle ein zapfenförmiger, hyaliner Fortsatz des Eiplasma, tritt in Contact mit den inneren Flächen der Eihaut, nimmt die sich lösenden Spermatropfen auf und zieht sich zurück.

Aus dem Umstande, dass bei der Copulation von Zellkernen die Kernfäden ihre Selbständigkeit behalten und ihre Zahl somit anwächst, und zwar meist auf das Doppelte anwachsen muss, erklärt sich zur Genüge die Tendenz, die Zahl

1) C. Kupfer und B. Benecke, Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen, 1878, und Kupfer, Ueber active Betheiligung des Dotters am Befruchtungsakte bei Bufo variabilis und vulgaris, Stzbr. d. math. phys. Cl. der K. b. Akad. d. Wiss. zu München, 1882, p. 608; vergl. auch A. A. Boehm, Ueber die Befruchtung des Neunauges, Stzbr. d. math. phys. Cl. d. k. b. Akad. d. Wiss. zu München, 1887, p. 54.

der Kernfäden in den generativen Zellen zuvor herabzusetzen. Diese Zahlenveränderung scheint aber doch nicht überall zu erfolgen, wenigstens bei den Pflanzen nicht, so dass der Keimkern öfters mit einer relativ sehr grossen Zahl von Kernfäden versehen wird. Diese Zahl kann aber, unseren übrigen Erfahrungen nach, in den Geweben der Pflanzen weiterhin eine allmähliche, oder wohl auch eine plötzliche Verminderung erfahren. Ich habe an anderer Stelle schon erwähnt, dass Boveri eine plötzliche Reduction der Kernsubstanz durch Ausstossung eines Theiles derselben für Ascaris megalocephala angiebt. Diese Reduction der Substanzmenge ist dort aber mit einer Vermehrung der Zahl der entsprechend viel kleiner werdenden Segmente verbunden. Nur die eine Zelle der Blastula, welche die Kernfäden in ursprünglicher Zahl und Masse fortführt, dürfte nach Boveri berufen sein, die Geschlechtszellen des Wurmes weiterhin zu bilden [1].

Die neueren Untersuchungen über mitotische Kerntheilung haben zur Genüge die grosse Selbständigkeit des Kernfadens erwiesen; entgegen einer zu extremen Betonung dieser Selbständigkeit muss aber, wie ich es in einem früheren Abschnitt schon gethan, an die Entwicklungsgeschichte der Spermatozoen erinnert werden. Wie zuerst v. la Valette St. George [2]) gezeigt, wird der Kern der Samenzellen bei Thieren zum Kopf des Samenfadens. Flemming [3]) entwickelte dann

1) Ueber Differenzirung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala, Anatomischer Anzeiger, II. Jahrg., 1887, p. 692.

2) Ueber die Genese der Samenkörper, Arch. f. mikr. Anat., Bd. XII, p. 820.

3) Beiträge zur Kenntniss der Zellen und ihrer Lebenserscheinungen, II. Theil, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XVIII, 1880, p. 243, und neuerdings, Weitere Beobachtungen über die

des Näheren, dass es das „chromatische Fadenwerk“ sei, welches in die Bildung des Kopfes bei Salamandra eingehe. Das „chromatische Fadenwerk“ verdichtet sich nach Flemming und wird schliesslich compact. Der Kern streckt sich bei diesem Vorgang, die deutlich unterscheidbare Scheide desselben geht aus der Kernwandung hervor. Es unterliegt nach dieser Schilderung und der Betrachtung der entsprechenden Figuren nicht dem Zweifel, dass die Kernfäden bis zur Ununterscheidbarkeit im Spermatozoen-Kopf verschmelzen. Dasselbe lehren die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen bei den Muscineen und Gefässkryptogamen [1]). Wie ich selbst für die Farnkräuter angeben kann, tritt der Kern der Samenzelle dort in das lockere Knäuelstadium, er stülpt sich dann einseitig ein und streckt zum Bande. Dabei verschmelzen die zuvor deutlich unterscheidbaren Kernfäden schliesslich bis zur Unkenntlichkeit mit einander und bilden das für unsere optischen Hilfsmittel homogene Band. Nach Zacharias lässt sich um dieses homogene Band mikrochemisch eine Hülle nachweisen, die er als Cytoplasmarest deutet. — Es verschmelzen also die Kernfäden sowohl bei Thieren als

Entwicklung der Spermatosomen bei Salamandra maculosa. Ebendas., Bd. XXXI, 1887, p. 81.

1) Vergl. unter den zahlreichen Arbeiten von Schmitz, Goebel, E. Zacharias, Belajeff, Carnoy, Berthold, Campbell, Buchtien, welche alle den Nachweis des Ursprungs dieser Spermatozoen aus dem Zellkern führen, besonders die Angaben von E. Zacharias, Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen, Bot. Ztg. 1887, Sp. 355, und von Douglas H. Campbell, Zur Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden, Ber. d. deut. Bot. Gesellsch., 1887, p. 120, die sich auch mit den hier in Frage stehenden Veränderungen des Kerninhalts befassen.

auch bei Pflanzen mit einander, um den Körper der Spermatozoen aufzubauen. Im Innern des Eies treten aber, wie für thierische Spermatozoën wenigstens erwiesen ist, rückläufige Veränderungen ein, und die Kernfäden finden sich schliesslich getrennt in dem Spermakern wieder.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1—38. Spirogyra polytaeniata.

Vorgr. 540.

Nach Chromsäure-Safranin-Präparaten

Fig. 1. Ruhender Zellkern, von der Seite gesehen, im optischen Durchschnitt.

Fig. 2. Ruhender Zellkern, von den Endflächen gesehen, im optischen Durchschnitt.

Fig. 3 u. 4. Breiter werdende, in die Prophase der Theilung eintretende Zellkerne, von der Seite. In Fig. 4 die beginnende Ansammlung von Körnchen im protoplasmatischen Wandbeleg der Zelle angedeutet.

Fig. 5. Ein etwas fortgeschrittenerer Zustand der Prophase von der Endfläche aus gesehen.

Fig. 6. Ein noch fortgeschrittenerer Zustand von der Seite. Die Anlage des Zellplatten-Ringes im protoplasmatischen Wandbelege der Zelle angedeutet.

Fig. 7. Der entsprechende Zustand von den Endflächen aus gesehen.

Fig. 8. Die beginnende Zurückziehung der Kernfäden nach der Aequatorialebene zeigend, so auch die beginnende Cytoplasmaansammlung am Kern. In Seitenansicht.

Fig. 9 bis 14. Die fortschreitende Verkürzung und Verdickung der Fäden und deren Zurückziehung auf die Aequatorial-

ebene, so auch die fortwährende Abflachung des Kerns und die Differenzirung des an seinen Endflächen sich ansammelnden Cytoplasma zu Spindelfasern zeigend. In Seitenansicht.

Fig. 15 a. Die Ergänzung der Spindelfasern innerhalb der Kernhöhle, bis an die Kernplatte, bei noch erhaltener Kernwandung zeigend. Die Längsspaltung der Kernfäden deutlich. In Seitenansicht.

Fig. 15 b. Derselbe Zellkern von der Endfläche aus, bei Einstellung über und auf die Zellplatte. Die Spindelfasern präsentiren sich als Punkte.

Fig. 16. Etwas weiter fortgeschrittener Zustand als wie in Fig. 15. Die von den Spindelfasern durchsetzte Kernwandung in Auflösung.

Fig. 17. Fertige Kernspindel und Kernplatte. Die Kernwandung geschwunden. Seitenansicht.

Fig. 18 a. Fertige Kernspindel und Kernplatte in Seitenansicht.

Fig. 18 b. Dasselbe Präparat wie in 18 a von der Endfläche aus, bei Einstellung auf die Kernplatte.

Fig. 19 u. 20. Das beginnende Auseinanderweichen der beiden Kernplattenhälften zeigend. In Seitenansicht.

Fig. 21. Fortschreitendes Auseinanderweichen der beiden Kernplattenhälften, a. in Seitenansicht, b. in schräger Terminalansicht bei verschiedener Einstellung.

Fig. 22 bis 25. Die Tochterkernanlagen werden immer weiter auseinandergedrängt, der Verbindungsschlauch tonnenförmig erweitert, die Verbindungsfäden auf wenige reducirt. In Seitenansicht.

Fig. 26. Die Tochterkernanlagen haben eine Kernwandung erhalten und beginnen sich zu vergrössern; der Verbindungsschlauch wird linsenförmig, die beiden Tochterkernanlagen dadurch genähert. In Seitenansicht; die nach aussen gewölbten Verbindungsfäden bei verschiedener Einstellung.

Fig. 27 u. 28. Die fortschreitende Vergrösserung der Tochterkerne zeigend. Die Kernfäden strecken sich und zeigen queren Verlauf.

Fig. 29. Aehnlicher Entwicklungszustand wie in Fig. 28, von der Endfläche aus gesehen, bei verschiedener Einstellung.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1—38. Spirogyra polytaeniata.

Vergr. 540.

Nach Chromsäure-Safranin-Präparaten.

Fig. 1. Ruhender Zellkern, von der Seite gesehen, im optischen Durchschnitt.

Fig. 2. Ruhender Zellkern, von den Endflächen gesehen, im optischen Durchschnitt.

Fig. 3 u. 4. Breiter werdende, in die Prophase der Theilung eintretende Zellkerne, von der Seite. In Fig. 4 die beginnende Ansammlung von Körnchen im protoplasmatischen Wandbeleg der Zelle angedeutet.

Fig. 5. Ein etwas fortgeschrittenerer Zustand der Prophase von der Endfläche aus gesehen.

Fig. 6. Ein noch fortgeschrittenerer Zustand von der Seite. Die Anlage des Zellplatten-Ringes im protoplasmatischen Wandbelege der Zelle angedeutet.

Fig. 7. Der entsprechende Zustand von den Endflächen aus gesehen.

Fig. 8. Die beginnende Zurückziehung der Kernfäden nach der Aequatorialebene zeigend, so auch die beginnende Cytoplasmaansammlung am Kern. In Seitenansicht.

Fig. 9 bis 14. Die fortschreitende Verkürzung und Verdickung der Fäden und deren Zurückziehung auf die Aequatorial-

ebene, so auch die fortwährende Abflachung des Kerns und die Differenzirung des an seinen Endflächen sich ansammelnden Cytoplasma zu Spindelfasern zeigend. In Seitenansicht.

Fig. 15 a. Die Ergänzung der Spindelfasern innerhalb der Kernhöhle, bis an die Kernplatte, bei noch erhaltener Kernwandung zeigend. Die Längsspaltung der Kernfäden deutlich. In Seitenansicht.

Fig. 15 b. Derselbe Zellkern von der Endfläche aus, bei Einstellung über und auf die Zellplatte. Die Spindelfasern präsentiren sich als Punkte.

Fig. 16. Etwas weiter fortgeschrittener Zustand als wie in Fig. 15. Die von den Spindelfasern durchsetzte Kernwandung in Auflösung.

Fig. 17. Fertige Kernspindel und Kernplatte. Die Kernwandung geschwunden. Seitenansicht.

Fig. 18 a. Fertige Kernspindel und Kernplatte in Seitenansicht.

Fig. 18 b. Dasselbe Präparat wie in 18 a von der Endfläche aus, bei Einstellung auf die Kernplatte.

Fig. 19 u. 20. Das beginnende Auseinanderweichen der beiden Kernplattenhälften zeigend. In Seitenansicht.

Fig. 21. Fortschreitendes Auseinanderweichen der beiden Kernplattenhälften, a. in Seitenansicht, b. in schräger Terminalansicht bei verschiedener Einstellung.

Fig. 22 bis 25. Die Tochterkernanlagen werden immer weiter auseinandergedrängt, der Verbindungsschlauch tonnenförmig erweitert, die Verbindungsfäden auf wenige reducirt. In Seitenansicht.

Fig. 26. Die Tochterkernanlagen haben eine Kernwandung erhalten und beginnen sich zu vergrössern; der Verbindungsschlauch wird linsenförmig, die beiden Tochterkernanlagen dadurch genähert. In Seitenansicht: die nach aussen gewölbten Verbindungsfäden bei verschiedener Einstellung.

Fig. 27 u. 28. Die fortschreitende Vergrösserung der Tochterkerne zeigend. Die Kernfäden strecken sich und zeigen queren Verlauf.

Fig. 29. Aehnlicher Entwicklungszustand wie in Fig. 28, von der Endfläche aus gesehen, bei verschiedener Einstellung.

Der Umriss des linsenförmigen Verbindungsschlauches angegeben, sowie die Zeichnung seiner Oberfläche angedeutet.

Fig. 30. Weiterer Entwicklungszustand der Tochterkerne und des Verbindungsschlauches, von der Seite.

Fig. 31. Noch älterer Entwicklungszustand schräg von der Endfläche bei verschiedener Einstellung. Die Bildung der Kernkörperchen beginnt in den Kernanlagen. Der Verbindungsschlauch hatte bereits den Zellplattenring erreicht und dieser blieb am Verbindungsring haften, als derselbe durch Druck auf die Zelle aus seiner Lage gebracht wurde. Links unten an der Kante des Verbindungsschlauches ist ein Theil des Zellplattenringes zu sehen.

Fig. 32. Die Bildung der Kernkörperchen ist noch weiter fortgeschritten als in der vorhergehenden Figur; der Verbindungsschlauch hat eben den Zellplattenring erreicht; die in letzteren tauchende Ringleiste der Scheidewand ist angegeben. In Seitenansicht, bei verschiedener Einstellung, so dass auch die zarte Zeichnung der Oberfläche des Verbindungsschlauches angedeutet wurde.

Fig. 33. Die Zellkerne annähernd in demselben Entwicklungszustand wie in Fig. 32. Der Querdurchmesser des Verbindungsschlauches aber bedeutend geringer. Der Zellplattenring an demselben haftend und an einer Stelle zu sehen. Schräg von der Endfläche aus, bei wechselnder Einstellung.

Fig. 34. Noch älterer Zustand als in Fig. 33. Ein Kernkörperchen bedeutend grösser geworden. Der Verbindungsschlauch in ungewohnter Weise in der Richtung der Suspension umgebrochen. In Seitenansicht.

Fig. 35. Nächstfolgendes Stadium, das gewohnte Verhalten zeigend. In Seitenansicht, bei verschiedener Einstellung des Verbindungsschlauches, die Zeichnung seiner Oberfläche, sowie das Anhaften des Zellplattenringes zeigend.

Fig. 36. Nur noch ein grosses Kernkörperchen ist vorhanden, der Verbindungsschlauch sehr verkleinert. In Seitenansicht, bei verschiedener Einstellung des Schlauches, so dass die Zeichnung seiner Oberfläche und der anhaftende Zellplattenring angegeben sind.

Fig. 37. Aehnlicher Entwicklungszustand wie in Fig. 36, von der Endfläche aus, im optischen Durchschnitt.

Fig. 38. Die Zellkerne annähernd fertig gestellt, die Bildung der Scheidewand vollendet, der Verbindungsschlauch von derselben durchschnitten. In Seitenansicht.

Fig. 39. Spirogyra nitida.

Copie aus Flemming's Zellsubstanz. Kern und Zelltheilung. p. 319, Fig. 6.

Fig. 39. Ein Kern im Stadium der Kernplatte mit deutlich erhaltener Kernwandung und innerhalb der Kernhöhle ausgebildeter Kernspindel. Seitenansicht.

Fig. 40. Spirogyra sp.

Copie nach E. Tangl: Ueber die Theilung der Kerne in Spirogyra-Zellen, Taf. II, Fig. 24.

Fig. 40. Hantelförmige Gestaltung des Verbindungsschlauches unter dem Druck der vordringenden Scheidewand. 657mal vergrössert. Seitenansicht.

Tafel II.

Fig. 1—22. Fritillaria imperialis.

Die Figuren 8—19 sind der ersten Zelllage des eben angelegten Endosperms, die Figuren 1—4, 20—22 einer älteren Endospermanlage, die Figuren 5—7 dem protoplasmatischen Wandbeleg entnommen.

Die Figuren 6, 8—22 entstammen mit Alcohol fixirten, mit Safranin gefärbten Präparaten, die Figuren 1, 3, 4 mit Chromosmiumessigsäure fixirten, mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten.

Die Figuren 1—20 sind 1000mal, die Figuren 21 u. 22 240mal vergrössert.

Fig. 1. Ruhender Zellkern im optischen Durchschnitt.

Fig. 2. Kern im lockeren Knäuelstadium schräg vom Polfeld aus gesehen, nur die peripherisch verlaufenden Kernfäden bei veränderter Einstellung bis zur halben Höhe des Kerns eingetragen.

Fig. 3. Kern vom Polfeld aus gesehen, in demselben Stadium und ebenso dargestellt wie Fig. 2.

Fig. 4 u. 5. Kerne im lockeren Knäuelstadium, in Seitenansicht, nur die peripherisch verlaufenden Kernfäden bei veränderter Einstellung gezeichnet.

Fig. 6. Kern bei beginnender Umlagerung zur Kernplatte, im Fächerstadium. Seitenansicht.

Fig. 7. Kern in der Umlagerung zur Kernplatte; Fächerstadium; etwas weiter als Fig. 6 fortgeschritten. Seitenansicht.

Fig. 8. Metaphase, die fast vollzogene Trennung und Umlagerung der secundären Segmente zeigend.

Fig. 9—13. Das Auseinanderweichen der secundären Segmente, die Anlage der Tochterkerne, sowie das Verhalten der Kernspindel, der primären und secundären Verbindungsfäden zeigend.

Fig. 14. Die eine Tochterkernanlage während der Einkrümmung der polaren Schenkelenden.

Fig. 15. Bildung der Kernwandung um die Tochterkernanlagen; fortschreitende Bewegung der tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes gegen die Aequatorialebene; weitere Differenzirung der secundären Verbindungsfäden.

Fig. 16—18. Grössenzunahme der Tochterkerne; Ausbildung des Kernlumens und der Kernkörperchen; Anlage und Ausbildung der Zellplatte.

Fig. 19 Bildung der Membran aus der Zellplatte; Zurückziehung der Verbindungsfäden von dieser Membran; Ausprägung des Verbindungsschlauches.

Fig. 20. Der Zellplattenring in polarer Ansicht. Das Bild bei verschiedener Einstellung gezeichnet und zwar zunächst der obere Zellkern in der Polfeld-Ansicht, die peripherischen Kernfäden weiter bis zur halben Höhe dieses Zellkerns, dann die Oberfläche des Verbindungsschlauches bis zur Aequatorialebene und bei letzter Einstellung auch der Umriss der Endospermzelle.

Fig. 21. Der Verbindungsschlauch hat an der einen Seite die Mutterzellwand erreicht, an der andern Seite führt er noch den Zellplattenring.

Fig. 22. Der Verbindungsschlauch hat die Mutterzellwand allseitig erreicht und sich in einzelne Plasmastränge aufgelöst. *Die Scheidewandbildung ist vollendet.*

Fig. 23. Lilium bulbiferum.
Vergr. 1000.

Fig. 23 a u. b. Ein Mutterkern der Pollenmutterzelle im lockeren Knäuelstadium mit Eau de Javelle behandelt, bis zu einem gewissen Grade der Quellung gebracht, dann mit Bismarckbraun tingirt und in Glycerin aufbewahrt. Bei a vom Polfeld bis zur halben Höhe, bei b von der halben Höhe bis zur Gegenpolseite gezeichnet.

Fig. 24—27. Hyacinthus orientalis.
Aus der ersten Zellschicht des oben angelegten Endosperms.
Nach Alcohol-Safranin-Nelkenöl-Dammarlack-Präparaten.
Die Figuren 24 u. 25 sind 1000mal, die Figuren 26 u. 27 400mal vergrössert.

Fig. 24. Die Nucleolarsubstanz als stark lichtbrechende Masse in der Kernhöhle an der Gegenpolseite angesammelt.

Tafel III.

Fig 25—27. Die Zahl und Grösse der Nucleolen in den beiden Schwesterkernen durchaus entsprechend. Zugleich die seitliche Ausdehnung des Verbindungsschlauches und eine Annäherung der beiden Schwesterkerne zu constatiren. In den Figuren 26 u. 27 die Endospermzellen mit gezeichnet.

Fig. 28—30. Lilium bulbiferum.
Fig. 28 u. 29 aus dem Mark, Fig. 30 aus der Gefässbündelanlage eines in Entwicklung begriffenen Blüthenstieles.
Nach Alcohol-Safranin-Nelkenöl-Dammarlack-Präparaten.
Vergr. 1000.

Fig. 28. Eine Kernspindel mit segmentarmer Kernplatte an einer Gegend des Markes, in der die Zelltheilungen im Erlöschen waren. Die Zellmembranen sind verquollen.

Fig. 29. Eine Zelle des Markes in der Scheidewandbildung. Der Verbindungsschlauch stark gedehnt, die Kerne der jungen Membran anliegend, letztere, soweit als fertig gestellt, gequollen, die beiden Hautschichten hierdurch aneinander gedrängt. Rechts im Verbindungsschlauch der Zellplattenring. Die Membran der Mutterzelle verquollen.

Fig. 30. Der Zellkern theilt sich innerhalb der schmalen Zelle in schräger Lage.

Fig. 31 u. 32. Hyacinthus orientalis.
Aus dem protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes.
Nach Alcohol-Safranin-Nelkenöl-Dammarlack-Präparaten.
Vergr. 1000.

Fig. 31 u. 32. Die auf das lockere Knäuelstadium folgende Umlagerung der Kernfäden zur Kernplatte zeigend, und zwar in beiden Fällen parallel dem Polfelde.

Fig. 33. Dictamnus albus.
Aus dem protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosacks.
Nach einem Alcohol-Safranin-Nelkenöl-Dammarlack-Präparate.
Vergr. 1000.

Fig. 33. Sehr stumpfe Kernspindel, deren Fasern einzeln frei endigen.

Fig. 34. Allium odorum.
Aus dem jungen Endosperm.
Nach einem Alcohol-Safranin-Nelkenöl-Dammarlack-Präparate.
Vergr. 1000.

Fig. 34. Vielpolige Kernspindel mit sehr segmentreicher Kernplatte.

Fig. 35. Lilium bulbiferum.
Vergr. 1000.

Fig. 35. Pollenmutterzelle mit Mutterkern durch Eau de Javelle bis zu einem bestimmten Grade der Quellung gebracht, hierauf mit Bismarckbraun gefärbt und in Glycerin aufbewahrt. Der Kern im Augenblicke des Uebergangs in das lockere Knäuelstadium, die sich an die Kernwandung zurückziehenden Kernfäden zeigend. Nur diejenigen Kernfäden, respective Theile derselben, sind gezeichnet, die im optischen Durchschnitt des Kerns zu sehen waren.

Fig. 36 u. 37. Helleborus foetidus.

Vergr. 1000.

Fig. 36. Mutterkern der Pollenmutterzelle nach Behandlung des frischen Materials mit Essigsäure-Jodgrün, a die Polseite, b die Gegenpolseite. In die erste Figur wurden die Kernfäden der oberen, in die zweite diejenigen der unteren Kernhälfte eingetragen. Zwei Segmentpaare befinden sich sowohl in dem oberen wie in dem unteren Bilde.

Fig. 37. Die Tochterkerne der Pollenmutterzelle nach Behandlung des frischen Materials mit Essigsäure-Jodgrün. Das Kernkörperchen im Polfeld der Tochterkerne.

Fig. 38. Sambucus nigra.

Vergr. 1000.

Nach einem Alcohol-Safranin-Nelkenöl-Dammarlack-Präparat.

Fig. 38. Schwesterkerne mit Verbindungsfäden aus dem jungen Endosperm, trotz geringer Grösse des Objectes sehr deutlich die Elemente der Zellplatte als Verdickungen der Verbindungsfäden zu erkennen gebend.

Fig. 39—52. Leucojum aestivum.

Aus dem protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke.
Nach mit Fuchsin-Jodgrün tingirten Präparaten. Diese Tinction lässt sehr deutlich die Cytoplasmastructuren hervortreten, giebt hier aber keine scharfen Kernbilder.

Vergr. 540.

Fig. 39. Ein Kern im lockeren Knäuelstadium vom Rand des zerrissenen Präparats. Das umgebende Cytoplasma hat sich von der Kernwandung getrennt. Der Kern mit Ausnahme des frei gewordenen Randes von Cytoplasma umhüllt.

Fig. 40. Ein Kern im lockeren Knäuelstadium mit gleichmässiger Cytoplasmaansammlung.

Fig. 41. In dem angesammelten Cytoplasma beginnen sich zwei Pole zu differenziren.

Fig. 42. Weitere Differenzirung dieser Pole. Das den Kern umgebende Cytoplasma wird längsstreifig. Der Kern im lockeren Knäuelstadium, noch mit Kernwandung.

Fig. 43. Drei Pole haben sich im umgebenden Cytoplasma ausgebildet. *Der Kern ohne Wandung, in der Umlagerung zur*

Kernplatte begriffen; die Anordnung der Kernfäden deutlich von den drei Polen beeinflusst.

Fig. 44. Der Kern in der weiteren Umlagerung zur Kernplatte begriffen, innerhalb der Cytoplasmaspindel.

Fig. 45. Eben solcher Zustand in einer dreipoligen Cytoplasmaspindel.

Fig. 46 u. 47. Fertigstellung der Kernspindel und Kernplatte.

Fig. 48. Diasterstadium. Die Verbindungsfäden sind in der Aequatorialebene durchbrochen, doch nur in Folge der Fixirung.

Fig. 49. Nächstfolgender Zustand der Tochterkernanlagen. Die Spindelpole sind im Schwinden begriffen, eine Strahlung im angrenzenden Cytoplasma zu sehen.

Fig. 50. Ausbildung des lockeren Knäuelstadiums in den Tochterkernen. Die Snbstanz der Spindelpole hat sich vertheilt. Die Strahlung an der Polseite der Kerne ist sehr deutlich. Die Verbindungsfäden auch hier in Folge der Fixirung durchbrochen.

Fig. 51 u. 52. Weitere Stadien der Ausbildung der Tochterkerne. Die Verbindungsfäden haben sich verdickt und von den Tochterkernen zurückgezogen. Sie sind gut fixirt worden und zeigen in Fig. 52 bereits die Anlage der Zellplatte.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 429

Histologische Beiträge

von

Eduard Strasburger,
o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Heft II.

Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute.

Mit vier lithographischen Tafeln.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1889.

Ueber das Wachsthum

vegetabilischer Zellhäute

Von

Eduard Strasburger,

o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Mit vier lithographischen Tafeln.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1889.

Dem

Andenken

Hubert Leitgeb's

gewidmet.

Vorwort.

Indem ich diese Arbeit dem Andenken Leitgeb's widme, begebe ich einen Act der Pietät gegen einen Freund, den ein schweres Verhängniss frühzeitig ins Grab hinabstiess.

Ich will hiermit zugleich das Andenken des edlen und hoch verdienten Forschers ehren und finde Veranlassung, dies im Besonderen mit dieser Schrift zu thun, weil dieselbe ein Gebiet behandelt, auf welchem Leitgeb selbst längere Zeit thätig war. Noch in den letzten Jahren seines Lebens hat er wiederholt seine Gedanken über Membranwachsthum brieflich mit mir ausgetauscht und öfters hervorgehoben, wie sehr er auf die Ergebnisse meiner diesbezüglichen Untersuchungen gespannt sei. Ueber jeden Eigennutz erhaben, nur die Förderung unserer Erkenntniss im Auge behaltend, stellte er mir alles Material zur Verfügung, das für seine eigenen Untersuchungen gedient hatte. Unsere Anschauungen über Membranwachsthum gingen von vornherein etwas auseinander, was eine objective Discussion des Problems aber niemals gestört hatte; ja gerade die Verschiedenheit des Standpunktes liess es Leitgeb wünschenswerth erscheinen, dass ich seine Angaben nachprüfte. Seine eigenen über den Bau und die Ent-

wicklung der Sporenhäute angestellten Untersuchungen hatten ihn übrigens nie voll befriedigt; er klagte darüber, wie wenig diesem widerspenstigen Material durch directe Beobachtung abzugewinnen sei. Auch ich darf heut nicht sagen, dass ich selbstzufrieden die vorliegende Arbeit aus der Hand lege. Denn sie bringt nur wenig Lösungen, vor allem neue Probleme. Immerhin hoffe ich, dass sie nach gewissen Seiten hin anregend wirken, neue Fragestellungen veranlassen wird und dann hat sie auch ihren Zweck erreicht. So glaubte ich immerhin, diese Arbeit nicht unveröffentlicht lassen zu müssen.

Inhaltsübersicht.

Seite

Vorwort VII

Einleitung 1

Sporenhäute der Hydropterideen 4
Azolla 4
Mikrosporangien 5
Massulae 5
Glochiden 5
Reactionen 6
Entwicklungsgeschichte der Sporocarpien 7
Eindringen der Anabaena-Fäden 7
Männliche und weibliche Sporocarpien 8
Entwicklungsgechichte der Mikrosporangien . . . 9
Bildung der Mikrosporen 9
Anlage der Massulae und Glochiden 10
Anklänge an die Bildung des Capillitiums von Trichia fallax 17
Reactionen der werdenden Massulae und Glochiden . 17
Salvinia natans 18
Inhalt des Mikrosporangiums 18
Entwicklungsgeschichte der Massulae 19
Azolla 21
Reife Makrosporocarpien 21
Reife Makrospore 21
Die Perine 22
Der Schwimmapparat 22

Seite

Befreiung der Makrospore aus dem Makrosporocarpium 22
Mikrochemische Reactionen 23
Anlage des Makrosporocarpiums 24
Entwicklungsgeschichte des Makrosporangiums . . 24
Bildung der Sporenmutterzellen und der Makrospore 25
Entstehung und Wachsthum der Exine 26
Anlage der Schwimmkörper 26
Anlage der übrigen Perine 27
Eindringen von Anabaena-Fäden in die Anlage des Makrosporocarpiums 28
Fertigstellung des Makrosporocarpiums 29
Salvinia natans 29
Bau der Perine 29
Entwicklungsgeschichte derselben 30
Deutung der drei Lappen der Perine an der Bauchfläche der Makrospore 32
Marsilia 32
Bildung der Perine um die Mikrosporen 33
Reactionen derselben 33
Bildung der Perine um die Makrosporen 34

Pollenhäute 36
Entwicklungsgeschichte der Pollenhaut bei Oenothera biennis 36
Reactionen 40
Entwicklungsgeschichte der Pollenhaut bei Oenothera rosea 42
Bei Gaura biennis 42
Uebereinstimmung der Reactionen 43
Entwicklungsgeschichte der Pollenhaut bei Epilobium Dodonaei 43
Bei Clarkia elegans 44
Angaben von Wille 44
Die Pollenkörner von Senecio vulgaris 46
Entwicklungsgeschichte derselben 47
Die Pollenkörner von Passiflora coerulea 53
Reactionen 55
Das die Pollenkörner umgebende Oel und andere Substanzmassen 55

Seite
Entwicklungsgeschichte 56
Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Malvaceen 58
Reactionen 61
Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Nyctagineen und Convolvulaceen 63
Quamoclit (Ipomoea coccinea) 63
Bau und Reactionen der Pollenhäute bei Geraniaceen . 64
Entwicklungsgeschichte 65
Bau und Reactionen der Pollenkörner von Cephalaria tatarica 67
Entwicklungsgeschichte 68
Bau der Pollenkörner von Scabiosa caucasica . . . 70
Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner von Cucurbita 70
Reactionen 73
Bau und Reactionen der Pollenkörner von Cobaea scandens 73
Entwicklungsgeschichte 75
Wille's Angaben über den Pollen der Ericineen . . . 77
Entwicklungsgeschichte der Tetraden von Erica Tetralix 77
Wille's Angaben über den Pollen von Epipactis palustris 79
Eigene Untersuchnngen 79
Wille's Angaben über den Pollen von Orchis maculata 80
Eigene Untersuchung 80
Wille's Angaben über den Pollen von Asclepias. . . 80
Eigene Untersuchung 80
Wille's Angaben über Differenzirung der Pollenhäute aus der innersten Membranlamelle der Sporenmutterzellen 81
Eigene Untersuchungen 82
Symphytum officinale 82
Weigelia amabilis 83
Veratrum album 85
Inula Helenium 85
Valeriana officinalis 86
Campanula Rapunculus 86
Campanula rapunculoides 87
Lamium purpureum 87
Cynoglossum officinale 88
Geum urbanum 88
Cycadeen 88

Seite

Die Sporenhäute der Lycopodiaceen, Filices, Equisetaceen und Muscineen 93
Bau der reifen Sporen von Lycopodium Chamaecyparissus 94
Reactionen 95
Entwicklungsgeschichte 95
Bau der Sporen von Lycopodium clavatum 97
Von Lycopodium Selago 98
Bau, Reactionen und Entwicklung der Sporen von Osmunda regalis 98
Bau, Reaction und Entwicklung der Sporen von Equisetum 100
Bau der reifen Sporen von Riccia glauca 104
Entwicklungeschichte 105
Reactionen 107
Bau der Sporen von Sphaerocarpus terrestris. . . . 111
Entwicklungsgeschichte 113
Reactionen 116

Einige Hautbildungen bei Peronosporeen, Chytridiaceen, Volvocineen, Desmidiaceen und Mucorineen, sowie die Gallertbildung bei Conjugaten und Diatomeen . . . 118
Bildung der Perine an den Stachelkugeln gewisser parasitisch *in den Saprolegnieen lebender Chytridieen* nach Alfred Fischer 118
Bildung der Stacheln an den Eisporen von Volvox globator 119
Bildung der Stacheln an den Zygosporen und den neu angelegten Zellhälften bei Desmidiaceen nach de Bary 121
Bildung der Hörner an den Zellen der Diatomee Chaetoceros nach Schütt 122
Bildung der Erhebungen an den Zygosporen der Mucorineen nach Vuillemin 122
Gallertbildung bei den Conjugaten und Diatomeen nach Klebs und Hauptfleisch. 123

Die Wandverdickung der Epidermiszellen 123
Ilex aquifolium 124
Entwicklungsgeschichte 124
Reactionen 125
Cycas revoluta 126

Seite

Reactionen an jüngeren und älteren Epidermen . . . 126
Aloë spirella 126
Reactionen 127
Entwicklungsgeschichte 127
Aloë nigricans. 128
Reactionen 129
Aloë verrucosa 129
Reactionen 129
Sanseviera carnea 131
Reactionen 131
Iris florentina 131
Zusammenfassung 132

Die Verdickung der Korkzellen 137
Cordyline rubra 137
Entwicklungsgeschichte und Reactionen 137
Cytisus Laburnum 139
Entwicklungsgeschichte und Reactionen 139
Zusammenfassung 140

Die Verholzung 141
Kiefernholz 141
Entwicklungsgeschichte und Reactionen 141
Zusammenfassung 145

Der lamellöse Bau, die Schichtung und Streifung der Membranen 146
Aeltere Angaben 146
Untersuchungen von Krabbe 147
Eigene Untersuchungen und Deutungen derselben . . 153

Membranfalten 159
Faltungen der Epidermiszellen der Blumenblätter . . 159
Clarkia pulchella, fertiger Bau, Entwicklungsgeschichte und Reactionen 159
Falten an den Endflächen der Zellen von Spirogyren . 162
Entwicklungsgeschichte und Reactionen 163
Entwicklungsgeschichte, Bau und Reactionen des Cellulose-Ringes bei Oedogonium tumidulum 164
Zusammenfassung 165

Seite

Flächenwachsthum 166

Besprechung der Untersuchungen von Schmitz, von mir und von Noll 166

Der innere Bau und das chemische Verhalten der Membranen 167

Die Untersuchungen von Wiesner 167

Besprechung derselben 168

Schlussbetrachtungen 171

Zusammenstellung der Resultate 171

Erklärung der Abbildungen 175

Einleitung.

Es kann wohl heute als nachgewiesen gelten, dass bei der Theilung pflanzlicher Zellen die neu auftretende Scheidewand nicht ausgeschieden wird, vielmehr durch Umwandlung aus der Zellplatte, einem cytoplasmatischen Gebilde, hervorgeht.[1]) Derselbe Nachweis für die Entstehung der Verdickungsschichten der Zellmembran aus Cytoplasmalamellen, ist im Anschluss an ältere Publicationen[2]), neuerdings mit grosser Bestimmtheit von Noll für Bryopsis und Derbesia geführt worden.[3]) Andererseits haben Klebs[4]) und Noll[5]) experimentelle Beweise dafür erbracht, dass der lamellöse Bau der Zellmembranen durch Apposition neuer Membranlamellen und nicht durch innere Differenzirung bedingt werde.

Aus alledem folgt somit bereits, dass neue Membranen nicht aus Lösungen ausgeschieden werden, und dass die Ver-

1) Vgl. besonders meine letzte Publication: Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung, Jena 1888, p. 171 ff.

2) Namentlich von Pringsheim, Crüger, Schmitz und mir.

3) Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Abhandl. d. deutschen naturf. Gesell., Bd. XV, p. 140.

4) Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Untersuchungen aus dem bot. Inst. in Tübingen. Bd. II. p. 371 ff.

5) l. c.

mehrung der Schichten einer Membran nicht auf Spaltung der schon vorhandenen beruht. Diese Gesichtspunkte können *jetzt als annähernd allgemein adoptirt gelten*, nachdem auch G. Krabbe[1]) dieselben als zutreffend anerkannt hat. Wird aber die Schichtenbildung nicht als nachträglicher Differenzirungsvorgang innerhalb schon vorhandener Schichten angesehen, so fällt auch die gleichzeitig behauptete Abwechselung wasserärmerer und wasserreicherer Schichten in den Membranen, eine Behauptung, die in Wirklichkeit auch niemals den vorhandenen Thatsachen entsprochen hat. Ebenso konnte G. Krabbe[2]) die schon von Schacht[3]), dann besonders von Dippel[4]) und von mir[5]) vertretene Ansicht nur bestätigen, dass, wo zwei *Streifensysteme* in *einer* Zellmembran vertreten sind, dieselben verschiedenen Schichten angehören, dass somit eine Kreuzung in derselben Schicht niemals stattfinde. Damit ist eine weitere Behauptung, die im Sinne des Intussusceptionswachsthums verwendet wurde, *definitiv gefallen.*

Als offen kann hingegen noch die Frage gelten, ob die durch Umwandlung einer Cytoplasmaschicht entstandenen Membranlamellen nicht nachträglich noch wachsen und Structurveränderungen erfahren können. Sollte dies möglich sein, so entstünde die weitere Frage, ob dieses Wachsthum durch Intussusception im Naegeli'schen Sinne erfolge, oder etwa auf einem anderen Wege, der näher an die sonst bei Membranbildung beobachteten Erscheinungen anschliesst.

---

1) Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabischer Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVIII, 1887, p. 346.

2) l. c. p., 350,

3) Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse. 1854. p. 228.

4) Abh. d. Senckenb. Gesell. Bd. XI. 1879. p. 154.

5) Zellhäute p. 64 ff.

In diesem Sinne habe ich mir die Aufgabe gestellt, die in diesen Zeilen behandelt werden soll, in diesem Sinne bitte ich auch die hier vorliegende Arbeit zu beurtheilen. Wie ich hoffe soll dieselbe zur weiteren Klärung der Fragen nach den schwierigen Verhältnissen des Membranwachsthums beitragen, während ich mir wohl bewusst bleibe, dass eine definitive Lösung des obwaltenden Problems noch in weiter Ferne liegt.

Sporenhäute der Hydropterideen.

Meine Erwartung[1]), dass die Entwicklungsgeschichte der Massulae und Glochiden, so wie der Makrosporen-Perine bei Azolla wichtige Ergebnisse für die Erkenntniss des Membranwachsthums liefern würde, fand ich nur bestätigt; ja die Tragweite der an diesen Objecten gewonnenen Resultate veranlasst mich, dieselben an die Spitze meiner Untersuchungen zu stellen. Der Umstand, dass viele der in Betracht kommenden Erscheinungen hier leichter als an andern Orten klar zu legen sind, lässt weiter diese Objecte als berufen erscheinen, Licht über ganze Reihen analoger Vorgänge zu verbreiten. Namentlich ist es das Wachsthum der Sporen- und Zellenhäute, dessen Verständniss durch das Studium der Azolla wesentlich gefördert wird. Manche der auf diesem Gebiete zwischen meinen älteren Angaben und denjenigen neuerer Beobachter vorhandenen Widersprüche dürften durch die hier gegebene Schilderung ihre Lösung finden.

Das Material für die Untersuchung danke ich der Güte der Herren Guignard und Leclerc du Sablon. Der Um-

---

1) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. 1882 p. 135.

stand, dass Herr E. Roze schon 1883 über die Fructifizirung der Azollen in Bordeaux berichtet hatte [1]), veranlasste mich, diesbezügliche Erkundigungen bei Herrn Guignard einzuholen. Derselbe verfügte über Alcohol-Material und stellte mir dasselbe bereitwilligst zur Verfügung. Herr Leclerc du Sablon war weiterhin so freundlich, mir wiederholt lebende, fructifizirende Pflanzen zu senden. Alle diese Pflanzen gehörten der Azolla filiculoides an. Im Laufe dieses Jahres traten dann übrigens auch die in den botanischen Gärten von Bonn, Jena und Marburg cultivirten Azollen in die Fruchtbildung ein.

Bevor wir auf entwicklungsgeschichtliche Schilderungen eingehen, muss zunächst daran erinnert werden, dass die Mikrosporangien von Azolla filiculoides fünf bis acht, meist sechs Massulae führen.[2]) Die Massulae (Taf. I, Fig. 15) treten auseinander, wenn man die Sporangien öffnet, weil die Glochiden, welche der Oberfläche dieser Massulae aufsitzen, bestrebt sind, sich aufzurichten. Die Massulae zeigen schaumige Structur. Sie werden aus polygonalen, auch mehr oder weniger abgerundeten, sehr verschieden grossen Kammern gebildet. Ihrer Oberfläche entspringen die so eigenthümlich gebauten Glochiden (Taf. I, Fig. 12). Bandförmig abgeflacht, nach den beiden Enden zu sich verjüngend, schliessen sie mit einem ankerförmigen Köpfchen ab. Die Arme des Ankers sind an den Rändern membranartig mit dem Stiele verbunden, so dass es vielleicht zutreffender wäre, das Köpfchen mit einem Hutpilze zu vergleichen, der seinen Hut nur nach zwei Seiten entwickelt hätte. Die Ränder dieses Hutes sind zugleich etwas eingerollt zu denken. Solcher Bau liefert Bilder wie unsere Figuren 13 und 14. In Fig. 13a und b,

---

1) Contribution á l'étude de la fécondation chez les Azolla. Bull. d. l. soc. bot. de France, T. XXX, 1883. p. 199.

2) Strasburger, Ueber Azolla, 1873, p. 57.

und in Fig. 14a ist das Köpfen von der breiten, in Fig. 14b von der schmalen Seite gezeichnet. Von dieser letzten Seite präsentirt es sich als ein compactes, etwas keulenförmig angeschwollenes Gebilde. In der Substanz der beiden Huthälften ist ein spaltenförmiger Hohlraum zu sehen (Fig. 13); im Uebrigen erscheint das Köpfchen solid. Der bandförmige Körper der Glochide ist hohl, die Wände der beiden Seitenflächen aber fast bis zur Berührung einander genähert. Quellungsmittel, wie Schwefelsäure, lassen über das stäte Vorhandensein der Höhlung keinen Zweifel übrig. Etwas unterhalb der Stelle, wo die solide Substanz des Köpfchens beginnt, befindet sich eine Scheidewand (Fig. 13a); ausnahmsweise kann auch eine zweite etwas tiefer folgen (Fig. 13b). An ihrem unteren Ende mit dem sie der Massula aufsitzt, so wie an ihrem oberen Ende, ist die Glochide solid (Fig. 12).

Die Kammern reifer, trockner Massulae findet man mit Luft erfüllt; diese dringt auch bald ein, wenn man reife, aus den Sporangien befreite Massulae auf dem Objectträger trocknen lässt.

Die Substanz der Massulae und der Glochiden steht, ihren Reactionen nach, der Substanz der Pollen- und Sporenhäute sehr nah. Chlorzinkjodlösung färbt dieselbe braungelb, am stärksten die Kammerwände der Massulae, am schwächsten die Seitenwände der Glochiden. Eine Violettfärbung mit Chlorzinkjodlösung tritt auch nach langandauernder Behandlung mit Eau de Javelle nicht ein. In concentrirter Schwefelsäure quellen die Glochiden und geben Bilder, wie ich sie in Figura 14 dargestellt habe; die Kammerwände werden bei dieser Behandlung zunächst nur wenig verändert und widerstehen lange. Zugleich tritt Gelbfärbung derselben ein. In Chromsäure erfolgt alsbaldige Lösung der ganzen Gebilde ohne vorausgehende Quellung. Noch raschere Lösung, mit

Quellung der Glochiden, ist in Chromschwefelsäure zu beobachten. In Kalilauge werden die Kammerwände intensiv braungelb; schwächer färben sich die Glochiden. Massulae wie Glochiden widerstehen einem längeren Kochen in concentrirter Kalilauge, abweichend in diesem Punkte von dem Verhalten der meisten suberificirten Membranen, während sich cutinisirte Häute oft ganz ähnlich resistent zeigen.[1]) Kaltes Schulze'sches Macerationsgemisch wirkt nur wenig ein, längeres Kochen in demselben löst die Gebilde unter Bildung öliger, farbloser Tropfen, giebt somit die s. g. Cerinsäurereaction. Mit concentrirter Salpetersäure tritt gelbbraune Färbung ein, die sich bei Zusatz von Ammoniak sehr bedeutend steigert. Mit Millon's Reagens werden die Kammerwände nach längerer Einwirkung röthlich braun, doch nur schwach gefärbt; noch schwächer färben sich die Glochiden. In alcoholischer Fuchsinlösung, welche verkorkte und cutinisirte Membranen sehr intensiv zu tingiren pflegt, tritt auch eine starke Färbung der Massulae wie der Glochiden ein.

Die Mikrosporangien sind lang gestielt und innerhalb der Sporenfrucht in grosser Zahl an der säulenförmigen Columella befestigt.[2])

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die Sporocarpien bei Azolla filiculoides schon frühzeitig, zugleich mit dem zugehörigen Blatte[3]), angelegt werden. Das ringförmig angelegte Gehäuse schliesst alsbald über der Anlage der Sporangien zusammen, doch nicht ohne dass zuvor in die Höhlung die symbiotisch mit Azolla zusammenlebenden Anabaena-Fäden eingedrungen wären. Dieselben sind somit

---

1) Vgl. F. v. Höhnel, Einige Bemerkungen über die Cuticula, Oester. bot. Zeitschr. 1878, Nr. 3 u. 4.

2) Vergl. die Abbildungen in: Ueber Azolla. Taf. V, Fig. 74, 82.

3) Ueber das Verhältniss zu diesem Blatte vergl.: Ueber Azolla. p. 52 ff.

von Anfang an in dem Gehäuse vertreten. Die Anlage der Sporocarpien ist für die männlichen wie für die weiblichen Sori gleich, und in beiden hat sich auch zunächst aus dem Scheitel der Columella eine kurzgestielte Makrosporangium-Anlage erhoben. Während diese aber in den Makrosporocarpien weiter wächst, wird in den Mikrosporocarpien ihre Entwicklung alsbald sistirt, während unter ihr immer neue Mikrosporangien-Anlagen aus der Columella hervortreten. Die Art der Ernährung, welche der jungen Anlage zn Theil wird, mag somit über die Weiterentwicklung der einen oder der anderen Sporangienart entscheiden. Die Sporocarpien werden stets nur an dem untersten Blatte eines Sprosses angelegt und gehören dem unteren Lappen dieses Blattes an.[1]) Sie stehen stets in Paaren und sind von gleichem oder ungleichem Geschlecht. Fällt die Entwicklung zu Gunsten der Mikrosporangien aus, so bleibt, wie schon erwähnt, die Makrosporangien-Anlage sehr bald in ihrer Weiterentwicklung stehen (Taf. I, Fig. 1 *ma*), während Zellen der äussern Zelllage der Columella unter ihr zu immer neuen Mikrosporangien-Anlagen auswachsen. Diese Bildung neuer Anlagen hält längere Zeit an, so dass junge Mikrosporocarpien neben reifen Mikrosporangien auch solche besitzen, die sich in den ersten Phasen der Entwicklung befinden. Die Entwicklungsgeschichte der Mikrosporangien von Azolla filiculoides ist im wesentlichen die nämliche wie diejenige der Mikrosporangien von Salvinia[2]) so dass ich rasch über dieselbe hinweggehen kann. Die noch einzellige Anlage theilt sich

---

1) Vergl. Ueber Azolla, p. 52.

2) Vergl. hierzu Juranyi, Ueber die Entwicklung der Sporangien und Sporen der Salvinia natans 1873 und Heinricher, Die näheren Vorgänge bei der Sporenbildung der Salvinia natans, verglichen mit der der übrigen Rhizocarpeen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math. nat. Cl. Bd. LXXXV. 1882. p. 494.

in Stiel und Kapsel und zunächst ist es der erstere, der durch eine Längstheilung, dann durch fortgesetzte Quertheilungen die Zahl seiner Zellen vermehrt. In der Endzelle, welche das Sporangium liefern soll, werden nach entsprechender Grössenzunahme aufeinander folgende Theilungsschritte zurückgelegt, welche eine Innenzelle von einer einschichtigen Wandung abgrenzen. Von der Innenzelle wird hierauf eine einfache Schicht von Tapetenzellen abgeschnitten. Die tetraëdrische Innenzelle selbst: das Archespor, giebt nunmehr, bei gleichzeitiger Grössenzunahme, durch fortgesetzte Zweitheilung, einem Gewebecomplex von sechszehn Zellen den Ursprung und auch die inhaltsreichen Tapetenzellen nehmen an Zahl entsprechend zu, wobei ihre Lage aber einschichtig bleibt. Die sechszehn aus dem Archespor erzeugten Zellen beginnen hierauf aus dem Verbande zu treten, sie werden zu Sporenmutterzellen, und auch die Tapetenzellen geben ihren Zusammenhang auf und wandern als nackte Protoplasten zwischen die Sporenmutterzellen ein. So erscheinen die letzteren alsbald, ähnlich wie in anderen Sporangien und in Antherenfächern, in eine aus der Verschmelzung der Tapetenzellen erzeugte Plasmamasse, in ein Plasmodium, eingebettet. Der ganze Inhalt des Sporangiums bildet jetzt eine abgerundete Masse, die seitlich nur durch dünne Plasmaplatten mit der Sporangienwandung zusammenhängt. Innerhalb dieser Masse findet man auch die Zellkerne der Tapetenzellen gleichmässig zwischen den Sporenmutterzellen verteilt. Alsbald erfolgt nun die Theilung der Sporenmutterzellen und die Trennung der jungen Sporen, die dann relativ rasch zu definitiver Grösse anwachsen und hierbei ihre sich bräunlichgelb färbende Exine zu voller Dicke ausbilden. An der Bauchseite der Spore fallen dann auch hier, wie in anderen Fällen, die drei unter 120° zusammenstossenden Leisten an der Exine auf. So weit stimmen,

wenn wir diese Schilderung mit derjenigen Juranyi's und Heinricher's vergleichen, die Vorgänge im Mikrosporangium von Azolla und Salvinia überein. Im Gegensatz zu Marsilia sind bei Azolla weder die Sporenmutterzellen noch die jungen Sporen von einem hellen Hofe umgeben und auch bei Salvinia habe ich mich von dem Vorhandensein solcher hellen Höfe nicht überzeugen können. Sobald nun bei Azolla filiculoides die Bildung der Mikrosporenhäute vollendet ist, stellt sich ein ganz eigener Vorgang in den Mikrosporangien ein. Während, wie gesagt, bis dahin helle Höfe um die Mikrosporen nicht zu beobachten waren, werden solche jetzt um dieselben erzeugt. Es kann keine Rede davon sein, dass diese Höfe etwa aus gequollenen Specialmutterzellwänden hervorgegangen wären, da von diesen lange zuvor keine Spur mehr nachzuweisen war. Die hellen Höfe rühren vielmehr von einer hyalinen Flüssigkeit her, die aus dem umgebenden Plasmodium erzeugt wird. Die um die einzelnen Sporen gebildeten Höfe beginnen alsbald aufeinander zu stossen und zu verschmelzen, während die Substanz des Plasmodiums entsprechend zurückgedrängt wird. So ist schliesslich im Innern des Mikrosporangiums eine begrenzte Anzahl hyaliner Blasen vorhanden, welche von dem Protoplasma des Plasmodiums umgeben und getrennt werden (Taf. I, Fig. 2). Aus diesen Blasen gehen die zukünftigen Massulae hervor. Das Plasmodium kleidet in zusammenhängender Schicht die Innenwand des Sporangiums aus und bildet so auch zusammenhängende Wände zwischen den Blasen. In diesem Protoplasma sind auch die ursprünglichen Zellkerne noch vorhanden und gleichmässig vertheilt. Was die Zahl der in einer Blase vereinigten Sporen anbetrifft, so ist diese verschieden. Es erklärt sich dies leicht aus der Art, wie diese

---

1) l. c. p. 510.

Blasen entstehen, denn es fällt mehr oder weniger dem Zufall anheim, wie viel der um die einzelnen Mikrosporen getrennt entstandenen Höfe mit einander verschmelzen. Aus demselben Grunde ist auch die Zahl der in einem Sporangium vertretenen Massulae innerhalb gewisser Grenzen Schwankungen unterworfen. Um die Zeit, wo die Bildung der Blasen beginnt, haben die Mikrosporangien etwa nur zwei Drittel ihres Durchmessers erreicht; es folgt somit auf diesen Vorgang noch eine bedeutende Grössenzunahme. Entsprechend wächst das Volumen der Blasen, wobei ihr Inhalt zugleich stärker lichtbrechend wird. Der Plasmabeleg um die Blasen nimmt hingegen an Dicke ab. Hat das Mikrosporangium seinen definitiven Durchmesser erreicht, so tauchen plötzlich in der Substanz der Blasen zarte Scheidewände auf, welche denselben eine kammerige Structur verleihen (Taf. I, Fig. 10). Im Augenblicke ihres Auftretens sind die Kammerwände sehr zart und farblos, sie nehmen weiterhin an Dicke zu und bräunen sich allmählich. Erst nach Anlage der Kammern in den Massulae treten an der Oberfläche derselben, in dem umhüllenden Plasma, die Glochiden auf. Sie werden nicht allein an den der Sporangienwandung zugekehrten, sondern auch an den übrigen Flächen der Massulae angelegt, dort aber in geringerer Anzahl. Da die nach aussen die Massulae deckende Plasmaschicht continuirlich die ganze Sporanginmwand auskleidet, so halten sich die Glochiden, die dort entstehen, auch nicht an die seitlichen Grenzen der einzelnen Massulae, sie laufen vielmehr über dieselben hinweg. Die Insertionsstellen der Glochiden liegen aber stets auf den Massulae selbst. Sind die Glochiden angelegt, so schwindet alsbald der ganze noch restirende plasmatische Beleg um die Massulae und das Mikrosporangium hat hiermit seinen Reifezustand erreicht.

Werden frische Mikrosporangien zur Zeit der ersten An-

lage der Blasen durch Druck auf das Deckglas, in Wassertropfen zersprengt, so treten die Inhaltsmassen der Blasen und das sie umhüllende Protoplasma nach aussen hervor. Der Inhalt der Blase vertheilt sich sofort in das umgebende Wasser, ohne irgendwie gegen dasselbe abgegrenzt zu bleiben, die in der Blase befindlichen Sporen werden gleichzeitig frei. Das Hüllplasma desorganisirt sich alsbald im umgebenden Wasser; seine Zellkerne, die ein meist excentrisch gelegenes Kernkörperchen aufweisen, werden beim Absterben stark lichtbrechend. Auf nächstfolgenden Entwicklungszuständen nimmt die Dichte des Blaseninhalts zu, derselbe erhällt gallertartige Beschaffenheit; dann resistirt er auch eine Zeitlang dem umgebenden Wasser, ohne übrigens irgend eine innere Structur zu verrathen. Auffallend ist es, wie sich das herausgedrückte Hüllplasma jetzt zu verhalten pflegt. Es nimmt Wasser aus der Umgebung auf und wird ganz ähnlich vacuolig-schaumig, wie es fertige Massulae sind. Das erweckt oft die Vorstellung, man habe es mit der Substanz der Letzteren und der Anlage von Kammerwänden in ihrem Inneren zu thun. Thatsächlich erscheint aber die Substanz der Massula-Anlage noch ganz homogen und wird es, unter Einfluss des Wassers, sogar auch noch in der ersten Zeit nach Anlage der Kammerwände. Letztere schwinden nämlich alsbald bei Einwirkung des Wassers und man hat dann wieder vor Augen nur eine scheinbar structurlose Gallertmasse. Erst weiterhin werden die Kammerwände der Massulae resistenter und es folgt der Zustand, in welchem die herausgedrückten Massulae etwas schrumpfen und ihre zarten, schon bräunlich gefärbten Kammerwände sich in Falten legen. Die Bräunung der Kammerwände und ihre Dicke nimmt zu, und schliesslich werden an deren Oberfläche auch die Glochiden sichtbar. Körnige Plasmareste haften letzteren an, ja deren Köpfchen werden zunächst auch wohl noch vom Wasser angegriffen.

Setzt man Jodtinctur zu den in Wassertropfen liegenden Mikrosporangien hinzu und lässt nunmehr erst den Inhalt derselben durch Druck hervortreten, so bemerkt man, wie in der Gallerte der Massulae ein körniger Niederschlag sich bildet. Dieser Niederschlag ist nur gering bei Anlage der Blasen, immer reichlicher, je näher der Augenblick der Kammerbildung rückt. Das ist hervorzuheben der richtigen Würdigung der Erscheinungen wegen, welche das Alcoholmaterial bietet. Thatsächlich ruft der Alcohol für sich schon den Niederschlag hervor. Um die Zeit der Kammerbildung in den Massulae zeigt sich in der Jodlösung auch das Hüllplasma sehr körnerreich. Diese Behandlung lehrt zugleich, dass mit beginnender Sonderung der Sporenmutterzellen die Wandungszellen des Mikrosporangiums stärkehaltig werden. Die Stärke wird in den Chloroplasten der Wandungszellen erzeugt. Weiterhin wächst der Stärkereichthum dieser Chloroplasten sehr bedeutend und nimmt erst nach der Anlage der Glochiden ab, wobei gleichzeitig Stärkekörner innerhalb der Sporen in den Massulae sich einfinden. Dass die Sporen an ihren Zellkernen kleine Leucoplasten führen, ist zuvor schon zu constatiren. In der abgeflachten Wandungszelle reifer Sporangien ist dann die Stärke schliesslich völlig verschwunden.

Die feineren Details derjenigen Vorgänge, die zur Differenzirung der Kammern in den Massulae und zur Bildung der Glochiden führen, sind nur an entsprechend gehärteten Sporangien-Anlagen zu gewinnen. Ich kam am besten mit Alcohol-Material aus, das ich in Chloralhydratlösung, [1]) die zur Hälfte mit Jodglycerin versetzt war, untersuchte. Ausserdem wurden auch Safranin- und Haematoxylin-Tinctionen vorgenommen, die gefärbten Objecte in Alcohol entwässert

---

1) 8 Gewichtstheile Chloralhydrat auf 5 Gewichtstheile Wasser.

und in Origanumöl untersucht. Endlich kamen auch gefärbte und ungefärbte Präparate in Carbolsäure zur Beobachtung. Vielfach war ein Zerdrücken der so behandelten Objecte von Nutzen, oder es wurden die einzelnen Theile derselben mit Nadeln freigelegt. Aus allen Beobachtungen ging übereinstimmend hervor, dass während der Grössenzunahme der Massulae-Anlagen eine Einwanderung von Substanz in dieselben von dem umgebenden Plasmodium aus erfolgt. Und zwar ist es Hyaloplasma, welches geformt in die flüssige Substanz der Blasen eindringt. Im frischen Zustande ist dies nicht zu sehen, weil dieses Hyaloplasma in seinem Brechungsvermögen kaum verschieden von der flüssigen Masse der Anlagen ist. An den gehärteten Objecten geben hingegen die körnigen Niederschläge Auskunft über die Verbreitung der Plasmamassen innerhalb der Blasen. Erst sind es nur spärliche Plasmastränge, welche die Hohlräume der Blasen durchziehen, dann nimmt deren Menge immer mehr zu, und die Anordnung der Körner verrät deutlich eine kammerige, im optischen Durchschnitt netzförmige Vertheilung. Was den Niederschlag anbetrifft, so tritt er im Anfang nur in Gestalt einzelner relativ grosser, unregelmässig abgerundeter Körner auf (Taf. I, Fig. 3); weiterhin werden diese Körner immer zahlreicher und kleiner (Fig. 4 und 5). Deutlich ist zu constatiren, dass die Kammerwände in diesen Körnermassen gebildet werden, innerhalb der die erzeugte Gallerte durchsetzenden Plasmaplatten. (Fig. 5). Den äusserst zarten, eben angelegten Kammerwänden haften noch längere Zeit in den Alcoholpräparaten kleinere Körner an (Fig. 6a, 7) und fehlen erst in solchen Präparaten, in welchen die Kammerwände bedeutendere Dicke erlangt und beginnende Bräunung erfahren haben. Was nun die Natur der in den Alcohol-Präparaten innerhalb der Gallerte aufgetretenen Körner anbetrifft, so möchte ich nur erwähnen,

dass dieselben bei Jodbehandlung eine schön weinrothe Färbung annehmen. Sie dürften einem Kohlehydrat angehören und vielleicht dem Amylodextrin verwandt sein. Dieses Kohlehydrat steht zur Bildung der Gallerte in einer bestimmten Beziehung und ist es zu constatiren, dass auch diese Gallerte zur Zeit des Auftretens der Kammerwände eine deutlich röthliche Färbung verräth. Selbst in die bräunliche Nuance der Kammerwände mischt sich zunächst ein solcher röthlicher Ton, der aber schon auf dem nächsten Entwicklungsstadium sowohl in den Kammerwänden als auch in der Gallerte schwindet. Die Gallerte der Massulae mag nach alledem ein Ausscheidungs- oder Umwandlungsproduct des eingewanderten Protoplasma sein. Entwicklungszustände, die auf die Anlage der Kammerwände zunächst folgen, zeigen bei Haematoxylinfärbungen in jeder Kammer ein dünnes, scharf tingirtes Häutchen, das die innere Grenze der gequollenen Substanz angiebt und wie ein plasmatisches Gebilde reagirt. Dieses Häutchen kann stark verschrumpft und auf die Mitte der Kammer zusammengedrängt erscheinen oder auch ein weiteres Lumen umschreiben (Fig. 8). Es repräsentirt jedenfalls einen Rest der Plasmaplatten, aus welchen die Kammerwände hervorgegangen sind. Von diesen Kammerwänden werden die Plasmareste jetzt durch eine Gallertmasse getrennt, deren Quellbarkeit weiterhin abnimmt. In den reifen Massulae füllt die eingedrungene Luft die Räume fast bis zur Grenze der Kammerwände aus. Die Plasmahäutchen schwinden frühzeitig schon, jedenfalls durch Resorption.

Während die Einwanderung von Hyaloplasma in die Massulae sich vollzieht, nimmt die Dicke der plasmodialen Hüllschichten um dieselben ab. Das Protoplasma dieser Hüllschichten ist ziemlich grobkörnig, lässt ausserdem im fixirten Zustande kleine, stärker lichtbrechende, längliche Leucoplasten unterscheiden. Diese schwellen auf Zuständen,

welche der Kammerbildung in den Massulae kurz vorausgehen, nicht unbedeutend an und zwar weil in ihrem Innern die Bildung eines Kohlehydrats beginnt. Letzteres tritt in körniger Form in diesen Leucoplasten auf, die Körner werden aber an frischen Objecten unter dem Einfluss des Wassers alsbald desorganisirt. An Alcohol-Material erscheinen sie, sammt dem sie umschliessenden Leucoplasten, als flache Gebilde von ziemlich übereinstimmender Grösse und sind dicht in dem Hüllplasma vertheilt (Taf. I, Fig. 6b). Mit Jodlösungen nehmen sie weinrothe bis gelbbraune Färbung an, je nachdem nur die Färbung des Kohlehydrats oder auch der Leucoplastenhülle zur Geltung kommt. Die Färbung dieser Körner tritt wesentlich später als diejenige der Stärkekörner in den Chloroplasten der Sporangium-Wandung ein, hingegen ist in dieser Beziehung und in dem Farbentone nur eine geringe Differenz gegen die innerhalb der Massulae sich niederschlagenden Körner gegeben. — Erst nachdem eine schwache Bräunnng der Kammerwände in den Massulae begonnen hat, erfolgt die Anlage der Glochiden. Sie entstehen innerhalb des Hüllplasmas und an dickeren Stellen desselben können sich sogar zwei Glochiden kreuzen. Die Glochiden werden sofort ihrer ganzen Grösse nach erzeugt; ein nachträgliches Wachsthum der Anlagen findet nicht statt. Sie liegen alle mit flacher Seite der Oberfläche der Massulae an, diese Lage haben demgemäss auch ihre ankerförmigen Köpfchen. Eingeleitet wird die Anlage durch die Ausbildung gestreckter Hohlräume, um welche herum eine dünne, oft deutlich in aneinander gereihte Körner differenzierte Lage von Hüllplasma sich in eine dünne Membran verwandelt (Taf. I, Fig. 11a). An den beiden Enden dieser Anlage wird sofort ein solider Theil ausgebildet, der einerseits der Oberfiche der Massula ansitzt, andererseits bestimmt ist, als Ansatzpunkt des Ankers zu dienen. Die Bildung des letzteren folgt alsbald. Der-

selbe erscheint zunächst von körniger Beschaffenheit, wenig scharf umschrieben (Fig. 11a, b, c); wird aber alsbald homogen und bestimmt contourirt. Gleichzeitig mit dem Glochidenkörper erfolgt auch die Bildung der oberen Scheidewand in demselben. Eine bestimmte Beziehung der Lage zwischen den Zellkernen des Hüllplasma und der Glochiden-Anlage war nicht zu erkennen und muss es nur als Zufall gelten, wenn sich in Fig. 11a ein Zellkern nahe dem in Bildung begriffenen Glochidenkopf befindet. Die Leucoplasten mit ihren Einschlüssen liegen der Glochidenoberfläche vielfach an, in das Innere derselben werden sie nie aufgenommen (Fig. 11). Ist aber die Bildung der Glochiden vollendet, so schwindet das übrige unverbrauchte Hüllplasma sammt Zellkernen alsbald vollständig.

So entstehen diese eigenthümlichen Gebilde, die dem ersten Blicke nach Zellnatur zu besitzen scheinen, thatsächlich aber mit Zellen ebensowenig wie die Kammern in den Massulae etwas zu thun haben. Zu vergleichen sind dieselben, sowie die Substanz der Massulae überhaupt, nur mit Membranbildungen, wie weiterhin noch des Näheren erörtert werden soll. Die Entwicklungsgeschichte der Kammerwände in den Massulae schliesst an nachträgliche Differenzirungen an, wie sie in Zellhäuten zu beobachten sind; eine ähnliche Entwicklungsgeschichte wie sie die Glochiden bieten, ist mir aber bisher nur bei Anlage des Capillitiums der Myxomyceten, speciell von Trichia fallax, vorgekommen, wo das Cytoplasma im Sporangium um entsprechende Hohlräume herum, eine Wandung, die Wandung der Capillitiumröhren, bildet.[1])

Von den Reactionen der fertigen Substanz der Massulae und Glochiden war bereits die Rede, interessant erschien es, die Einwirkung einiger Reagentien auch auf die werdenden

1) Vergl. hierzu „Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien von Trichia fallax", Bot. Ztg., 1884, p. 308.

Gebilde zu verfolgen. Millon's Reagens färbt das Plasmodium in den Mikrosporangien-Anlagen dunkel ziegelroth, die Sporenhäute dunkel braunroth, die Kammerwände der Glochiden gleich nach ihrer Anlage bräunlich ziegelroth. Weiterhin nimmt die Färbung der Kammerwände bei dieser Einwirkung rasch ab. Die Glochiden färben sich von Anfang an nur schwach, am stärksten an denselben thuen es die Köpfchen. Eau de Javelle, die bekanntlich plasmatische Gebilde löst, veranlasst es, dass junge Mikrosporangien, bis auf die Sporen-Anlagen, alsbald leer erscheinen. Die Kammerwände der Massulae werden bis zur Zeit der Anlage der Glochiden vollständig gelöst, weiterhin beginnen sie zu resistiren. Ganz reife Massulae sind auch nach 24stündigem Liegen in Eau de Javelle unverändert. Die Umwandlung des Protoplasma in die Substanz der Glochiden geht hingegen sehr rasch von Statten, so dass dieselben fast von Anfang an sich widerstandsfähig zeigen.

Sehr wichtig musste es erscheinen, eine Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der einen „Massula“, wenn ich so sagen darf, von Salvinia natans der Untersuchung von Azolla anzuschliessen. Bei Salvinia bildet bekanntlich der gesammte Inhalt des Mikrosporangiums nur eine zusammenhängende Masse, die im Wesentlichen denselben schaumigen Bau wie die Massulae von Azolla aufweist und welche die Mikrosporen in sich birgt. Ich hatte schon früher angegeben, dass die Kammerwände der Massula von Salvinia durch Umwandlung eines kämmerigen Plasmagerüstes hervorgehen;[1]) es musste nunmehr festgestellt werden, ob nicht noch weitere Anknüpfungspunkte an Azolla sich aus der näheren Untersuchung ergeben würden. Dies ist nun in der That der Fall, ja die Vorgänge bei Salvinia sind in mancher

1) Zellhäute p. 132.

Beziehung berufen, den bei Azolla gewonnenen Resultaten eine noch festere Grundlage zu geben. Die Untersuchung ist auch hier am besten an Alcohol-Material, in Chloralhydrat-Jodglycerin, vorzunehmen. — Nach der Einwanderung der Tapetenzellen zwischen die Sporenmutterzellen erfolgt die Theilung der letzteren und man findet alsbald das Plasmodium sammt seinen Zellkernen gleichmässig zwischen den jungen Sporenanlagen vertheilt. Diese bilden jetzt ihre Häute aus, die sich alsbald gelb färben. Die Substanz des Plasmodiums ist auf diesem Zustande körnig, was die Sporangiumanlage entsprechend undurchsichtig macht. Während nun diese Sporangiumanlage grösser wird, treten Hohlräume in dem Plasmodium auf; auch wird die Substanz des letzteren durch theilweisen Schwund der Körner heller, was die ganze Sporangiumanlage wesentlich durchsichtiger erscheinen lässt. Die Hohlräume zeigen sich auch hier mit homogener Flüssigkeit erfüllt, in der die Sporen zu liegen kommen. Das Plasmodium sieht jetzt im optischen Durchschnitt wie ein grobes Maschenwerk aus, dessen Knotenpunkte die Zellkerne enthalten (Fig. 31). Diese Knotenpunkte beginnen alsbald anzuschwellen und vacuolig zu werden (Fig. 32), während die sie verbindenden Plasmabrücken grösstentheils eingezogen werden. So bekommen wir alsbald einen Zustand, in welchem das Mikrosporangium zellenähnliche, in einer homogenen, flüssigen Substanz eingebettete Gebilde zeigt, die durch schwache hyaloplasmatische Fortsätze netzförmig verbunden werden. Manche dieser zellenartigen Gebilde können fast vollständig von ihren Nachbarn getrennt worden sein, zum Theil vielleicht unter dem contrahirenden Einfluss der Reagentien. Jedes der zellenartigen Gebilde weist eine geschlossene plasmatische Umgrenzung auf und ein in unregelmässige Kammern getheiltes Lumen (Fig. 33). Unter Umständen kann auch ein einziges Lumen den ganzen Hohl-

raum erfüllen (Fig. 33 rechts). Meist liegt je ein Zellkern innerhalb dieser Gebilde, entweder in dem Kammerwerk zwischen den Vacuolen, oder an der äusseren Umhüllung (Fig. 33). Oefters trifft man auf solchen Entwicklungszuständen in den Alcoholpräparaten unregelmässig geformte, grössere oder kleinere Körner an, welche an beliebigen Stellen den zellenartigen Gebilden oder den Sporen ansitzen. Diese Körner nehmen in Chloralhydrat-Jodglycerin auch wohl eine weinrothe Färbung an, und dürften den gleichen Körnern bei Azolla entsprechen. Auch hier stehen diese Körner jedenfalls in Beziehung zu der Bildung der homogenen, flüssigen Massen, die weiterhin auch deutlich gallertartige Consistenz erlangen. Ueberhaupt führt aber der Vergleich dahin, manche Uebereinstimmung zwischen Salvinia und Azolla in den Vorgängen, die sich im Mikrosporangium abspielen, aufzudecken. Zum Unterschied von Azolla wird freilich bei Salvinia die homogene Flüssigkeit nicht zur Bildung einer bestimmten Anzahl abgeschlossener Anlagen benutzt, erfüllt vielmehr continuirlich den Raum, in welchem die zellenartigen, nur durch feine Brücken verbundenen Gebilde sich vertheilt zeigen. Wie nun aber bei Azolla von dem plasmodialen Hüllplasma aus Hyaloplasma in die Flüssigkeit der Blasen einwandert, so sehen wir dies auch hier von den zellenartigen Gebilden aus geschehen, denen somit ganz dieselbe Aufgabe wie dort dem Hüllplasma zufällt. Ja bei Salvinia ist diese Einwanderung noch viel leichter festzustellen und hebt jeden noch etwa möglichen Zweifel an der richtigen Deutung der Vorgänge bei Azolla auf. Während Zustände wie in Figur 33 nur wenige Hyaloplasmabrücken zwischen den aus den Plasmodium hervorgegangenen, zellenartigen Gebilden aufweisen, sieht man in den darauffolgenden Zuständen die Zahl dieser Brücken immer mehr und mehr zunehmen und sich ein System hyaloplasmatischer Kammern ausbilden,

welches die homogene Flüssigkeit der Hohlräume gleichmässig durchsetzt (Fig. 34, 35, 36). In das System dieser Kammern treten zum Theil direct auch die Vacuolen ein, welche das Innere der zellenartigen Gebilde eingenommen hatten. Dabei wird das sie umhüllende Plasma hyaliner und büsst seine körnigen Bestandtheile ein. So verlieren sich die Grenzen der zellenartigen Gebilde gegen die Umgebung und nur die den Zellkern umgebende körnige Partie setzt noch schärfer ab. Die Zahl der Kammern wächst aber noch zusehends, und die schaumige Masse wird dabei immer engmaschiger. Das dauert so lange fort, bis alles körnige Plasma um die Plasmodiumkerne verbraucht ist. Diese selbst beginnen hierauf stark lichtbrechend zu werden (Fig. 36), nehmen an Grösse ab (Fig. 37), und schwinden schliesslich vollständig aus dem Gefüge. — Ganz ähnlich wie bei Azolla resistiren die Kammerwände frischer Sporangien bei Salvinia erst von einem gewissen Entwicklungszustande an den Angriffen des Wassers, reagiren überhaupt in jeder Beziehung wie jene; nehmen entsprechend auch eine ähnliche braune Färbung an. Ebenso führen die Wände junger Mikrosporangien bei Salvinia Chlorophyllkörner und weiterhin eine Zeit lang reichlich Stärke. — Eine ziemlich häufige Erscheinung bei Salvinia ist es, dass während der Ausbildung der Kammerwände eine Anzahl Mikrosporen obliterirt.

Die reifen Makrosporocarpien von Azolla werden von einer einzigen Makrospore ausgefüllt.[1]) Von der Wandung des Makrosporangiums ist im fertigen Zustande nur noch ein Ueberrest am Scheitel der Makrospore vorhanden. Die reife Makrospore ist von einer dicken, bräunlich-gelben, radial gestreiften Exine umgeben, besitzt ausserdem eine complicirt gebaute Perine. An der Bauchseite der Spore hat

1) Ueber Azolla p. 63 ff.

die Exine die drei gewohnten, unter Winkel von 120° zusammenstossenden Leisten aufzuweisen. Die Perine besteht bei Azolla filiculoides an der Rückenfläche der Spore aus einer dicken, bräunlich gelb gefärbten Haut, die sich an zahlreichen Stellen zu grossen rundlichen Warzen erhebt, welche stellenweise durch seitliche Brücken zusammenhängen. An dem flachen Scheitel der Warzen wird die dicke Haut unterbrochen; im Innern sind die Warzen aber von schaumig-kammeriger Substanz erfüllt. Die nämliche Substanz trennt die dicke Haut von der Exine auch an den eingesenkten Stellen, dort aber nur in schwacher Lage. Von den flachen Scheiteln der Warzen entspringen ausserdem lange, feine, peitschenförmige Fäden, die in gewundenen Bahnen durch einander laufen und sich an der Oberfläche der Spore emporrichten, wenn dieselbe aus der Sporenfrucht befreit wird. Der Bauchseite der Spore sitzt ein eigenthümliches Gebilde auf, das ich als Schwimmapparat bezeichnet habe.[1]) Dieser Apparat besteht aus drei birnförmigen Körpern, die zusammen einen pyramidalen Complex bilden (Fig. 29). Die Structur der birnförmigen Körper ist eine schaumig-kammerige; sie schliessen in ihrem unteren angeschwollenen Theile, zwischen den Kammern, stets eine Anzahl gelblicher, unregelmässig contourirter Klumpen ein (Fig. 27, 29, 30). Jeder der drei birnförmigen Körper läuft an seinem verschmälerten oberen Ende in lange dünne Fäden aus, ähnlich denjenigen, welche wir den Warzen der Perine entspringen sahen. Diese Fäden folgen abwärts, durch einander verfilzt (Fig. 28), der Aussenfläche des Schwimmapparates. Wird die Makrospore aus dem Sporocarp befreit, so stülpt sich dieser Fadencomplex sammt der abgestorbenen, an dieser Stelle nur erhalten gebliebenen Resten der Sporangiumwandung nach aussen um und bildet

---

1) l. c. p. 64.

einen auf den Schwimmapparat zuführenden Trichter (Fig. 30). In geringer Anzahl entspringen die gleichen Fäden auch der unteren, inneren Fläche der birnförmigen Körper. Die birnförmigen Körper liegen mit ihrem unteren Theile eingesenkt in einer sehr engmaschigen, grobfaserig erscheinenden Masse, in welche die kammerige, um den Rand der Rückenfläche ringförmig angeschwollene Substanz der Perine übergeht. Aus diesen Vertiefungen werden die birnförmigen Körper leicht befreit (Fig. 30). Dieselben hängen auch seitlich nicht mit einander zusammen, können somit auseinander gedrängt werden, sofern das obere Stück der Sporangiumwand, der *die Fäden der Schwimmkörper stark anhaften, zersprengt* wird, wie dies thatsächlich bei der Keimung geschieht.[1] Das Makrosporocarpium ist wesentlich kleiner als das Mikrosporocarpium, birnförmig, die andere fast kugelig gestaltet. Die Wandung des Mikrosporocarpiums erscheint nur am Scheitel, diejenige des Makrosporocarpiums in der ganzen oberen Hälfte verholzt und rothbraun gefärbt. Dieser verholzte Theil reisst am Makrosporocarpium späterhin von dem unteren, unverholzten ab und deckt die freigewordene Makrospore. Erst vor der Keimung wird auch diese verholzte Kappe abgeworfen, und bei diesem Vorgang der Rest der Sporangiumwand, sammt *anhaftender Fadenschicht, umgestülpt. Der Scheitel des Makro*sporocarpiums ist ebenso wie derjenige des Mikrosporocarpiums von isolirten Anabaena-Zellen erfüllt (Fig. 29). Der erhalten gebliebene Theil der Sporangiumwand trennt diese Zellen von dem Schwimmapparat der Makrospore.

Die mikrochemischen Reactionen der Makrosporenhaut entsprechen denjenigen der Massulae und Glochiden. Es ist dieselbe Substanz, welche beide bildet. Manche Reactionen treten aber noch schärfer hervor. Der concentrirten Schwefel-

1) Vergl. die Abbildung bei Berggren, Om Azolla's prothallium och embryo, Fig. 16. Lunds Univ. Arsskrift. Tom. XVI.

säure resistirt die dicke Haut der Perine weniger als der Schaum und die Fäden, auch quillt diese Haut stärker als die Exine. Die resistirenden Theile färben sich dunkelbraun. Die Chromsäure steht der Schwefelsäure an Wirkung nach: *Chromschwefelsäure übertrifft beide und löst das* ganze Gebilde schliesslich vollständig auf. Bei Kalibehandlung nimmt die im frischen Zustand nur gelbliche Sporenhaut eine intensiv gelbe Färbung an, die Exine wird sogar braun. Alle diese Gebilde widerstehen auch längerem Kochen in Kalilauge. In Millon's Reagens wird die ganze Makrosporenhaut braungelb, besonders intensiv nach dem Erwärmen. Salpetersäure färbt sie gelb; nach Zusatz von Ammoniak braun ins Rothbraune. Am schwächsten reagiren immer die Fäden, sie bleiben meistens fast farblos, ähnlich wie die Seitenwände der Glochiden. Chlorzinkjodlösung veranlasst gelbbraune Färbung, die *auch an den Fäden zu erkennen* ist.

Die Anlage des Makrosporocarpiums stimmt mit derjenigen des Mikrosporocarpiums durchaus überein. Hier wie dort erhebt sich das Makrosporangium als erste Anlage aus dem Scheitel der Columella. Während aber in dem Mikrosporcarpium die Entwicklung dieses Makrosporangiums alsbald sistirt wird, sehen wir dasselbe in dem Makrosporocarpium kräftig wachsen, die ganzen disponiblen Nahrungsstoffe wohl an sich ziehen und so veranlassen, dass die tiefer entspringenden Mikrosporangien-Anlagen nicht über die allerersten Entwicklungsstadien hinauskommen. Aus ähnlichen Ursachen unterbleibt wohl auch jede Streckung der Columella. Weiterhin machen sich wohl auch correlative Einflüsse auf die Ausbildung der Sporocarpium-Wandung geltend, die alsbald eine von dem Mikrosporocarpium abweichende Form annimmt und in der Grössenentwickelung hinter derselben zurückbleibt. Die Entwickelungsgeschichte des Makrosporangiums gleicht derjenigen der Mikrosporangien, nur dass

der Stiel kurz bleibt, dafür aber von Anfang an grössere Dicke aufweist. Die Bilder der Anlage entsprechen durchaus denjenigen, die Heinricher für die Makrosporangien von Salvinia zur Darstellung gebracht hat.[1] In Uebereinstimmung mit den diesbezüglichen Angaben von Heinricher[2] für Salvinia finde ich, dass auch in dem Makrosporangium von Azolla durch Theilung der Centralzelle nur ein achtzelliger Körper erzeugt wird. Es besteht hier somit derselbe Gegensatz zwischen den Mikrosporangien, die sechszehn Sporenmutterzellen bilden, und den Makrosporangien, welche nur acht erzeugen, wie bei Salvinia. Die Tapetenschicht ist auch hier, wie bei Salvinia, fast überall einschichtig und geben die Tapetenzellen ihre Selbständigkeit auf, sobald die Sporenmutterzellen aus dem Verbande treten (Taf. I, Fig. 17). Alle acht Sporenmutterzellen führen die Theilung aus und die sämmtlichen 32 Sporenanlagen treten auseinander und werden durch das zum Plasmodium verschmolzene Plasma der Tapetenzellen getrennt. Eine Sporenanlage wächst nun aber allein weiter: es scheint, dass es die zufällig unterste, dem Grunde des Sporangiums nächste ist (Taf. I, Fig. 18). An Grösse rasch zunehmend, verdrängt die junge Makrospore das sie umgebende Plasmodium und die in demselben eingebetteten Sporenanlagen (Fig. 18). Letztere kommen in die stärkere Plasmaansammlung über der Makrospore zu liegen; nur selten findet man einzelne verirrt an deren Seiten. In durchsichtig gemachten, auf solchem Entwicklungszustande befindlichen Sporangien kann man unschwer die Zahl der vorhandenen Sporenanlagen feststellen; stets schwankt diese Zahl um dreissig. Die Makrospore zeigt sofort die richtige Lage im Sporangium, sie kehrt, ähnlich wie dies auch bei Salvinia der Fall, ihre Bauchseite

1) l. c. Taf. I, Fig. 1.
2) l. c. p. 497.

nach oben, während die Makrospore von Marsilia umgekehrt orientirt ist. Ihre Grössenzunahme ist von einer solchen des ganzen Makrosporangiums begleitet, und zwar dominirt zunächst die letztere. So kommt es denn, dass alsbald die Sporenanlage, sammt dem sie umgebenden Plasmodium das Sporangium nicht mehr ausfüllt und mit dessen Wandbelegen nur noch durch einzelne Plasmastränge zusammenhängt. So vornehmlich an der Rückenfläche der Spore (Fig. 19). Weiterhin holt die Sporenanlage das Sporangium in seinem Wachsthum wieder ein. Während dieser Grössenzunahme hat aber die Wand der Spore schon eine bestimmte Dicke erreicht und eine Bräunung erfahren. Das Wachsthum dieser von zahlreichen radialen Poren durchsetzten Wandung, der Exine, dürfte auf Substanzeinwanderung beruhen, doch lassen sich für dieselbe keine directen Anknüpfungspunkte gewinnen. Ist die Spore ausgewachsen, und ihre Exine fertiggestellt, so füllt sie das Sporangium so weit aus, dass sie von der Wandung desselben nur durch die Plasmodiumschicht getrennt erscheint. Diese Plasmodiumschicht ist auch jetzt an der Bauchseite der Spore wesentlich stärker als an der Rückenfläche, und schliesst an der stärksten Stelle die in Schrumpfung begriffenen, dem Untergang geweihten Sporen ein. Um die Sporenreste beginnt jetzt die nämliche Erscheinung sich einzustellen, wie wir sie im Umkreis der Sporen im Mikrosporangium kennen gelernt haben, nämlich die Bildung heller Blasen. Diese führen zur Anlage von drei zunächst eiförmigen, mit flüssigem Inhalt erfüllten Hohlräumen, aus denen die Schwimmkörper hervorgehen (Taf. I, Fig. 20). Die Ausbildung dieser Hohlräume hat eine Verdrängung des angesammelten Protoplasma zur Folge, das die Hohlräume nunmehr umhüllt. Aehnlich wie in den Mikrosporangien nehmen die Hohlräume durch Einwanderung von Hyaloplasma und Bildung von Schleim aus demselben

an Grösse zu (Taf. II, Fig. 21), bis dass schliesslich die Differenzirung der Kammerwände erfolgt und damit die schaumige Structur dieser Schwimmapparate gegeben ist. In den *Chromatophoren der umhüllenden Plasmaschicht sind inzwischen* dieselben weinroth sich färbenden Körner, wie wir sie in den Mikrosporangien gesehen haben, in grosser Zahl aufgetreten und es beginnen sich alsbald Plasmastränge zu markiren, aus welchen die feinen Fäden hervorgehen, die den Schwimmkörpern entspringen. Die Entwicklungsgeschichte dieser Fäden ist somit eine ganz ähnliche wie diejenige der *Glochiden, nur dass erstere einen um so viel einfachern Bau* zeigen. In dem Netzwerk der Schwimmkörper haben die Sporenreste Aufnahme gefunden und sind, wie wir bereits wissen, in demselben als gelbe unregelmässige Klumpen auch an reifen Makrosporen nachzuweisen. Gleichzeitig mit dem Auftreten der Hohlräume in der Plasmaansammlung an der Bauchfläche der Makrospore treten auch in der Plasmodiumschicht, welche die Rückenfläche umgiebt, hellere, mehr oder weniger regelmässig vertheilte Flecke, auf. Es sind das die ersten Anlagen der späteren Warzen (Taf. II, Fig. 23). Sie bilden, ganz wie die Anlagen der Schwimmkörper, mit flüssigem Inhalte erfüllte Hohlräume. Zwischen diesen Hohlräumen stellt das Plasmodium mit seinen Zellkernen und kleinen Chromatophoren ein continuirliches Netzwerk dar. Dieses ganze Netzwerk wird an seiner Innenfläche durch einen hellen Zwischenraum von der Exine getrennt. Hierauf bebeginnt auch hier in die Hohlräume der Warzen, wie auch in den letzt erwähnten Zwischenraum, Hyaloplasma einzuwandern, um Schleimmassen, schliesslich auch ein Kammerwerk zu bilden (Taf. II, Fig. 24). Dieses Kammerwerk ist im Innern der Warzen und nach der Exine zu weitlumig, englumig an der Peripherie. In die englumigen Aussentheile wandert weiterhin noch mehr Plasma ein und verleiht den-

selben ein grobkörniges Aussehen (Fig. 25a, b u. c). Dann folgt in der Aussenschicht des immer noch sehr körnerreichen Hüllplasmas die Ausbildung der langen Fäden, die den Warzen entspringen und der Sporangiumwand folgen. Hierauf erst schwindet allmählich alles das die Maschen zwischen den Warzen erfüllende Hüllplasma sammt seinen Körnern, wobei die Dichte der Aussenschicht am Perinium noch stetig wächst. Diese Aussenschicht gewinnt schliesslich ein stark lichtbrechendes, fast homogenes Aussehen (Fig. 26). Der Umstand, dass das körnerreiche Hüllplasma nur die Räume zwischen den Warzen erfüllt, erklärt es zur Genüge, dass die dichte Aussenschicht des Periniums am Scheitel der Warzen fehlt.

Wie aus dieser Entwicklungsgeschichte hervorgeht, sind auch die Schwimmkörper zur Perine zu rechnen und stellen nur einen besonders ausgebildeten Theil derselben vor. Dass die Substanz, welche die Kammerwände, die dichten Schichtentheile und die Fäden der Perine hier bildet, nicht verschieden von derjenigen ist, welche die Wände in den Massulae und die Glochiden erzeugt, ergiebt sich andererseits nicht allein aus dem mikrochemischen Verhalten, sondern auch aus der ganzen Entwicklungsgeschichte. Es handelt sich augenscheinlich um homologe Vorgänge und es ist instructiv zu verfolgen, wie hier an Mikro- und Makrosporen verschiedene Effecte durch die gleichen Mittel erreicht werden.

Die Anlage des Makrosporocarpiums ist, wie schon erwähnt, und wie die Figur 16, Taf. I, zeigt, die nämliche wie des Mikrosporocarpiums. Anabaena-Fäden dringen auch hier in das Gehäuse vor Verschluss desselben ein. Sobald der Verschluss über dem Sporangium vollzogen ist, beginnt sich die charakteristische Ausbildung des Makrosporocarpium-Gehäuses durch Streckung der beiden Zellschichten am Scheitel desselben zu markiren (Fig. 17, 18). Während rosa

Farbstoff in der oberen Hälfte des Gehäuses auftritt, wird in der unteren Hälfte reichlich Chlorophyll entwickelt und ist dieselbe später sehr stärkereich. Die Anabaena-Fäden werden alsbald zwischen Sporangiumscheitel und dem Sporocarpium-Gehäuse eingeengt und zerfallen in einzelne Zellen. Das Makrosporocarpium eilt, weil es nur ein Sporangium auszubilden hat, dem Mikrosporocarpium, mit dem es etwa zu Paaren steht, in seiner Entwicklung wesentlich voraus und ist schon fertig gestellt, wenn im Mikrosporocarpium die Entwicklung neuer Sporangien noch andauert. Hat aber das Makrosporocarpium seine volle Grösse erreicht, so verholzt das Gehäuse rasch in seiner oberen Hälfte und nimmt dort rothbraune Färbung an. Weiterhin schwindet grösstentheils das Chlorophyll und die Stärke aus der unteren Hälfte. Während der Fertigstellung der Makrospore erscheint die Sporangienwand bereits stark gedehnt und zwischen Sporenhaut und Sporocarpium-Wandung flachgedrückt. Weiterhin schwindet diese Wand vollständig, ausgenommen an ihrem oberen, freien Scheitel. Es ist zu constatiren, dass die Warzen der Perine im Allgemeinen mit dem Lumen, die Zwischenräume mit den Seitenwänden der Wandungszellen des Sporocarpium-Gehäuses zusammenfallen.

Die schaumige Structur der Perine von Salvinia natans stimmt so sehr mit derjenigen der einen Massula in dem Mikrosporangium derselben Pflanze überein, dass an eine gleiche Entwicklungsgeschichte von vorn herein zu denken war. Ein Gegensatz schien mir trotzdem früher zu bestehen, da ich zu finden meinte, dass die schaumige Substanz im Mikrosporangium unmittelbar aus dem schaumigen Plasma hervorgehe, die schaumige Substanz der Perine an der Makrospore hingegen von einer umgebenden Plasmaschicht aus gebildet werde.[1] Dieser Gegensatz gleicht sich

1) Zellhäute p. 134.

nunmehr aus. Denn auch im Mikrosporangium wandert ja aus den zellenartigen Gebilden, in welche das Plasmodium sich sondert, die Substanz erst aus, die das Kammerwerk in den angrenzenden Hohlräumen bilden soll. — Um die junge Makrospore von Salvinia sammelt sich alsbald die Substanz des Plasmodiums zu einer dichteren Schicht an. Diese Schicht führt in regelmässiger Vertheilung die Zellkerne. Die übrigen Sporenanlagen sind, Heinricher's Angaben entsprechend,[1]) nach der Peripherie verdrängt worden. Sie sammeln sich vornehmlich am Grunde der Makrospore und sind dort oft noch auf ziemlich vorgerückten Entwicklungszuständen anzutreffen. Wie ich in meinem Zellenbuche bereits angegeben hatte, geht die Perine an der Makrospore von Salvinia natans nicht aus unmittelbarer Differenzirung der Hüllplasma hervor,[2]) wird vielmehr an dessen Innenfläche ausgebildet. Verfolgt man den Vorgang näher, so sieht man, wie zwischen das körnige, die Zellkerne führende Hüllplasma und die Exine, eine neue, kammerige, an Höhe zunehmende Schicht, die Perine, eingeschaltet wird. Die Körnchen der Hüllschicht zeigen während dieses Vorganges eine deutlich radiale Anordnung, und auch die Seitenwände der Kammern in der Perine sind zunächst annähernd radial orientirt. Unschwer gelingt es, an Alcohol-Material auf allen Entwicklungsstadien, das Hüllplasma von der Perine-Anlage abzuheben und so ist es auch in dem in Fig. 38 dargestellten Falle theilweise geschehen. Das Kammerwerk der Perine-Anlage gleicht durchaus dem Kammerwerk einer jungen Massula-Anlage und das Alcohol-Material zeigt auch

1) l. c. p. 505.

2) Heinricher glaubte dies in seiner gleichzeitig mit meinem Zellenbuche erschienenen Abhandlung annehmen zu müssen, l. c. p. 508; Juranyi hatte zuvor schon Aehnliches behauptet, Ueber die Entwicklung der Sporangien und Sporen von Salvinia natans 1873. p. 16.

dieselben Körner an den Kammerwänden (Fig. 38). Ebenso wird diese Anlage in Eau de Javelle zunächst gelöst und widersteht derselben erst nach der Fertigstellung. Im frischen Zustande zerstört Wasser schon das junge Kammerwerk, ganz ähnlich, wie wir das in den Massulae gesehen haben. In dem Maasse, als die Perine an Höhe zunimmt, wird das Hüllplasma in dessen Bildung verbraucht. Im Grunde genommen spielt sich der nämliche Vorgang wie bei Anlage der Kammern in den Massulae und der Perine von Azolla ab, nur dass eine Ausbildung mit flüssiger Substanz erfüllter Hohlräume nicht vorausgeht und hier gewissermaassen succedan entsteht, was dort simultan ausgebildet wird. Die Kammern der Perine werden hier fortschreitend von innen nach aussen erzeugt und so auch zugleich die Gallerte, die sie füllt. Die der Anlage zugekehrte Innenfläche des Hüllplasma geht so succedan in die Structur der Perine ein und erschöpft sich in derselben allmählich. Am Scheitel und an der Basis der Makrospore pflegt die Perine in stärkerer Schicht angelegt zu werden, dabei bildet sie sich am Scheitel in drei Lappen aus. Diese Lappen sind bis auf den Grund getrennt, weil das Hüllplasma den drei Leisten der Exine entlang nicht in Thätigkeit tritt. Diese Stellen müssen sich in der Aufsicht als Falten des Hüllplasma besonders markiren, und hängt damit die Angabe von Juranyi von den drei Plasmaplatten zusammen, die am Sporenscheitel zu beobachten sind.[1]) — Das Hüllplasma erscheint nach vollendeter Anlage der Perine auf eine zarte Schicht reducirt, in der die Zellkerne liegen. An Orten, wo die Hüllschicht die Sporangiumwand nicht herührte, verbanden sie zarte Plasmabrücken mit derselben. Alle diese Plasmareste und Zellkerne werden schliesslich resorbirt, erhärten auch wohl hier und da zu Strängen.

---

1) l. c. p. 17.

welche die Perine mit der Sporangiumwand verbinden. Währenddem nehmen die Kammern in der Perine-Anlage an Durchmesser zu, wobei sich deren Kammerwände verschieben. Die ursprünglich annähernd radiale Anordnung der Seitenwände dieser Kammern geht verloren, die körnigen Einschlüsse, die das Alcohol-Material zeigt, schwinden; die Kammerwände werden zugleich dicker, bräunen sich, und das Ganze erhält eine unregelmässig schaumige Structur.

Es ist wohl klar, dass die drei Lappen, welche die Perine an der Bauchfläche der Makrospore von Salvinia aufweist, den drei Schwimmkörpern an der Bauchfläche der Makrospore von Azolla entsprechen. Bei Azolla haben diese Schwimmkörper ja den nämlichen Bau, während an der Rückenfläche der Makrospore sich dort complicirtere Structurverhältnisse eingestellt haben. Da die verschiedenen Azolla-Arten im Bau ihrer Perine nicht unwesentlich von einander abweichen, so wird bei vorhandenem Material die Untersuchung über die ganze Gattung auszudehnen sein. Es wäre denkbar, dass sich dann in einzelnen Fällen eine weitere Annäherung an die Vorgänge bei Salvinia noch ergeben würde, namentlich vielleicht bei denjenigen Arten, die, wie Azolla pinnata und nilotica, die Perine an der Rückenfläche ihrer Makrospore zum Theil aus prismatischen Hohlräumen aufgebaut zeigen.

Die Vorgänge an der Makrospore von Salvinia vermitteln den Uebergang zu Marsilia, bei der die Bildung der Perine im Wesentlichen übereinstimmend um die Mikro- und Makrosporen vor sich geht. Ich kann für diese Vorgänge auf die Schilderung in meinem Zellenbuche verweisen[1]) und will hier nur das principiell Wichtige nochmals hervorheben. In den Mikrosporangien von Marsilia[2]) werden

1) 123 ff., und die Abbildungen auf Taf. VIII.

2) l. c. Taf. VIII, Fig. 128 bis 133.

um die jungen Mikrosporen mit flüssiger Substanz erfüllte Hohlräume ausgebildet, so dass diese Sporen nunmehr einzeln in helle Blasen eingeschlossen erscheinen. Diese Blasen erreichen hier aber nur einen geringen Durchmesser. Ihre Bildung auf Verquellung von Specialmutterzellwänden zurückzuführen, liegt ein stichhaltiger Grund nicht vor. In diese Blasen dringt geformter Inhalt nicht ein, vielmehr wird die Perine der Aussenfläche derselben aufgesetzt. Die Bildung desselben erfolgt ganz in derselben Weise wie diejenige der Perine an den Makrosporen von Salvinia. Das umgebende Plasmodium zieht sich von der Oberfläche der Blase zurück, mit gallertartiger Substanz erfüllte prismatische Hohlräume zurücklassend. Die Wände, welche diese Räume seitlich abgrenzen, entsprechen durchaus den Kammerwänden in den zuvor betrachteten Fällen; der Unterschied von Salvinia ist hier thatsächlich nur darin gegeben, dass die Kammern die ganze Höhe der in Bildung begriffenen Schicht einnehmen und eine regelmässige Vertheilung aufweisen. Diese Kammerwände wachsen somit an ihrer Aussenkante durch Ansatz immer neuer Hyaloplasmatheile aus dem angrenzenden Hüllplasma; gleichzeitig wird der Raum zwischen diesen Wänden mit gallertartiger Substanz ausgefüllt. Ob diese ausgeschieden wird oder durch Umwandlung bestimmter Hyaloplasmatheile an Ort und Stelle entsteht, ist nicht festzustellen. Gegen Reagentien verhält sich die werdende Perine ganz ebenso wie diejenige an der Makrospore von Salvinia, und weist auch an Alcohol-Material längs der Kammerwände dieselben körnigen Gebilde auf. Nachdem die Prismenschicht ihre definitive Höhe, die an der Rückenfläche der Mikrospore bedeutender als an der Bauchseite ist, erreicht hat, wird die Hautbildung eine Zeit lang sistirt, worauf eine homogene, farblose, stark quellbare Schicht, als äussere Perine-Schicht, den Prismen aufgelagert wird. Das restirende Hüllplasma

dient nur noch zur Ernährung der Sporen, die alsbald so weit gewachsen sind, dass sie die Blase ausfüllen und mit ihrer Exine die Perine erreichen.

Ganz die nämlichen Vorgänge wie in den Mikrosporen spielen sich, im grösseren Maassstab, bei der Bildung der Perine der Makrosporen von Marsilia ab.[1]) Eigenthümlich ist hier die sehr grosse Blase, die um die Makrosporen-Anlage gebildet wird. Schon ihre Grösse hätte von dem Gedanken abbringen müssen, dass es sich um die gequollene Mutterzellwand handle. Beim Aufreissen frischer Makrosporangien von entsprechendem Entwicklungszustand tritt aus solchen Blasen eine starklichtbrechende Flüssigkeit in das umgebende Wasser hervor, um sich in demselben zu vertheilen. Die Anlage der Makrospore füllt bei weiterem Wachsthum die Blase völlig aus, wobei die Wand der Makrospore so stark ausgedehnt wird, dass sie sich kaum mehr nachweisen lässt. Zuvor hat aber schon die Bildung der Perine begonnen. Zu diesem Zweck hat ein Theil der Masse des Plasmodiums sich sammt den Zellkernen der Oberfläche der Blase angelagert und ist dort in die Bildung derselben Prismaschicht eingetreten, wie wir sie an den Mikrosporen gesehen. Die Prismen sind auch hier mit gallertartiger Substanz erfüllt, doch von wesentlich weiterem Durchmesser; das erleichert den Verfolg ihrer Entwicklung, für welche ganz dasselbe wie für die Perine der Mikrosporen gilt. Aufblicke lassen die Prismaschicht als ein regelmässiges Netzwerk mit meist fünf- bis sechseckigen Maschen erscheinen. Dass diese in Bildung begriffene Perine vom Wasser desorganisirt wird, darauf hat schon Russow hingewiesen.[3])

1) Vgl. Zellhäute, Fig. 134 bis 149, Taf. VIII.

2) Vgl. Russow, Vergleichende Untersuchungen etc. Mém. de l'Acad. imp. d. sc. nat. de St. Pétersbourg, VII. Ser. Bd. XIX, Nr. 1 1872. p. 53.

3) l. c. p. 56.

Nach Fertigstellung der Prismaschicht folgt, auch hier erst nach einiger Ruhezeit und nachdem die Wände der Prismen sich zu bräunen begonnen, die Anlage einer äusseren homogenen Haut, die am Scheitel der Makrospore besonders kräftig entwickelt, deutlich lamellös ist, und sich mit Chlorzinkjodlösung auch leicht blau färben lässt. Diese Schicht dürfte somit aus einer der Cellulose nahe verwandten Substanz bestehen, zeichnet sich dabei durch sehr starke Quellbarkeit aus. Der lamellöse Bau lässt vermuthen, dass diese Schicht aus der Metamorphose auf einander folgender, apponirter Plasmalamellen hervorgegangen ist, doch muss ich den Nachweis hierfür schuldig bleiben. — Die sonstige Uebereinstimmung gestattet die Annahme, dass auch die homogene Aussenschicht der Perine an der Mikrospore denselben Ursprung habe, wenn es mir auch nicht gelingen wollte, einen lamellösen Bau in derselben nachzuweisen und deren Blaufärbung hervorzurufen. Instructiv ist es gewiss zu beachten, dass es das nämliche Hüllplasma ist, das um die Mikrosporen wie um die Makrosporen, nach einander zwei so verschiedenen Hautgebilden den Ursprung giebt. Dem Wesen nach ist es übrigens die nämliche Erscheinung, wie sie sich im Innern von Sporen- und Pollenzellen abspielt, wenn vom Protoplasten derselben aus zunächst die Exine, dann die Intine gebildet wird. — In der Bildung der homogenen Aussenschicht der Perine erschöpft sich das Hüllplasma um die Makrospore; ein bleibender Rest, sammt Zellkernen, wird schliesslich resorbirt. Nach vollendeter Anlage nimmt die Prismaschicht auch hier an Volumen zu, indem das Lumen ihrer Prismen wächst, deren regelmässige Gestalt zum Theil verloren geht. Die Aufsicht zeigt die seitliche Abgrenzung der Prismen schliesslich in Gestalt eines welligen Netzes.[1])

---

1) l. c. Taf. VIII, Fig. 147, 148.

Pollenhäute.

Um die wichtigen an den Sporenhäuten der Hydropterideen gesammelten Erfahrungen reicher, treten wir jetzt an die Entwicklungsgeschichte anderer pflanzlicher Membranen heran. Wir wenden uns zunächst an die Pollenhäute, und zwar diejenigen der Onagrarieen, weil dieselben die bei Hydropterideen gewonnenen Resultate nach gewissen Seiten hin am besten ergänzen.

Ich untersuchte zunächst Oenothera biennis, prüfte dann auch nochmals die auch früher schon von mir studirten Objecte.

Die jungen Pollenzellen der Oenothera biennis umgeben sich innerhalb der Tetrade mit eigener, zarter Haut: der Exine, wobei wieder, wie auch sonst so häufig, die späteren Austrittsstellen gleich aus einer von der übrigen Haut verschiedenen, durch stärkere Quellbarkeit ausgezeichneten Substanz gebildet werden. Wie in anderen Fällen liegen diese Austrittsstellen im Aequator des Korns, an der Grenze zwischen Bauch- und Rückenfläche (Taf. IV, Fig. 53), und zeigen die Gestalt linsenförmiger, biconvexer Körper. Während die jungen Pollenkörner durch Auflösen der Tetradenwände frei werden, nimmt ihre Exine an Dicke zu, wobei alsbald eine Differenzierung derselben in zwei Schichten, eine Aussen- und Innenschicht, kenntlich wird. Diese Sonderung unterbleibt nur an den linsenförmigen Austrittsstellen, welche gleichzeitig in die Dicke wachsen und auch an Umfang gewinnen, so dass sie mit ihrem Rande nicht gequollene Wandtheile zu decken beginnen (Fig. 54.) Diese Deckung verhindert nicht ein eben solches Dickenwachstum jener Wandtheile wie der in unmittelbarem Contact mit dem Cytoplasma befindlichen (Fig. 54.) Diese Thatsache wird auf späteren Entwicklungszuständen noch auffallender (Fig. 55 ff.).

Die linsenförmigen Austrittsstellen, die Zwischenkörper, wie man sie genannt hat, drängen sich in der Folge stark aus dem Pollenkorn hervor (Fig. 55, ff.), sie bilden papillöse Vorsprünge an demselben. Da die Verdickung der von den Zwischenkörpern gedeckten ungequollenen Theile der Exine fortdauert, so kann die zu deren Ernährung verwandte Substanz nur aus der Entfernung stammen. Dieses wird besonders auffällig, wenn die Bildung einer stäbchenförmig differenzirten Mittelschicht, durch welche Aussen- und Innenschicht der Exine getrennt werden, beginnt. Diese Mittelschicht tritt in den von den Zwischenkörpern gedeckten Partien ganz eben so stark wie an anderen Orten (Fig. 58) auf. Da constatirt man nun aber auch, dass von dem Cytoplasma des Pollenkornes aus feinkörnige Substanzmassen in die Gallerte der Zwischenkörper einwandern, sich in derselben vornehmlich längs der zu ernährenden Wandtheile hinziehend. Behandelt man diese Objecte mit Salpetersäure und Ammoniak, so erhält man Gelbfärbung der eingewanderten Massen und der Exine, und man weist zugleich auch feine Verbindungsstränge zwischen den Körnchen nach. Es gelingt manchmal, einzelne solcher Stränge quer durch die ganze Gallerte der Papillen zu verfolgen.

Wie entsprechende Behandlung lehrt, bestehen die Zwischenkörper nicht ihrer ganzen Masse nach aus gleich dichter Substanz. Die zuerst, noch innerhalb der Specialmutterzellen, gebildeten Theile unterscheiden sich durch etwas schwächere Tinctionsfähigkeit im Congoroth und durch grössere Widerstandskraft gegen concentrirte Schwefelsäure, von den zunächst ausschliessenden Verdickungsmassen; dann folgt ein Abschluss aus stärker lichtbrechender Substanz (Fig. 55), der während seiner Dickenzunahme noch einen inneren, mehr körnigen, doch weniger dichten, und einen äusseren, mehr homogenen, dichteren Abschnitt erkennen lässt. Diese

letztgebildeten, scheibenförmigen Abschnitte zeigen in der Aufsicht zugleich, dass sie an den Rändern wesentlich dichter als in der Mitte sind. Die weniger dichte Mitte ist es, die vornehmlich von der körnigen Substanz durchsetzt wird, deren Körner oft deutlich reihenweise Anordnung zeigen. Auf vorgerückten Entwicklungsstadien sammeln sich die Körner an der Aussenseite der Scheibe (Fig. 58) und steigen von da aus in dünner Lage an den Seitenwänden der Papillen empor. — Zu der Zeit, wo die Abschlussscheiben gebildet werden, ist die Gallertmasse der Zwischenkörper besonders quellbar. Sie nimmt Wasser aus der Umgebung auf, durchbricht den Scheitel der Papille und ergiesst sich nach aussen. Die Papillen sinken hierbei zusammen (Fig. 56, 57). Während der Ausbildung der Mittelschicht nimmt die Quellbarkeit der Aussenschicht der Exine in Reagentien zu, sie trennt sich alsdann sammt der stäbchenförmigen Mittelschicht von der Innenschicht und schlägt zahlreiche Falten (Fig. 58, 59, 60). Die Innenschicht der Exine zeichnet sich, der Aussenschicht gegenüber, durch stärkeren Lichtglanz aus. An der Basis der Papillen weist die Innenschicht einen ringförmigen Vorsprung auf, der aber nur in ganz bestimmten Entwicklungszuständen sich scharf markirt (Fig. 58).

Die Grössenzunahme der Pollenkörner von Oenothera biennis ist während ihrer Ausbildung eine sehr bedeutende, wie der Vergleich meiner Figuren, die alle bei derselben Vergrösserung entworfen sind, lehrt. Es findet also eine ergiebige Massenzunahme aller Hauttheile statt, die hier sicher, wie wir das ja auch gesehen haben, nur durch Einwanderung neuer Substanzmassen möglich ist. — Die Abschlussscheiben der Papillen geben, so wie alle festen Theile der Exine, ausgeprägte Gelhfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak.

Nachdem die Exine-Bildung der Hauptsache nach vollendet ist, wandern die Tapetenzellen zwischen die Pollen-

körner ein und diese füllen sich mit Plasma. Dann folgt die Kerntheilung, worauf unter den Austrittspapillen die Intine angelegt wird (Fig. 59). Sie tritt in Gestalt je einer planconvexen Linse aus glasheller Substanz auf, welche in Folge ihrer Quellbarkeit stark nach innen zu vorspringt. Eine deutliche Cellulose-Reaction ist an derselben zunächst nicht zu erlangen. Ich habe weder beim Studium der Anlage der Intine, noch auf Querschnitten durch fertige Pollenkörner constatiren können, dass die Intine als zusammenhängende Haut den ganzen Plasmakörper umgebe; sie keilt sich vielmehr an ihren Rändern aus und läuft in eine zarte Membran aus, welche etwa in der Gegend endet, in der zuvor der ringförmige Vorsprung an der Innenschicht der Exine zu constatiren war (Fig. 59). Nach Anlage der Intine beginnt sich alsbald der Plasmakörper des Pollenkorns vorzuwölben und in die Substanz der Austrittspapillen einzudringen. Er durchbricht in der Mitte die Abschlussscheibe der Papille und wächst in die gallertartigen Theile derselben hinein. Hierbei zeigt er sich deutlich von der Intine umgeben. Die Abschlussscheibe wird bis auf ihre randständigen, resistentesten Theile verdrängt, letztere bleiben als ein unregelmässig vorspringender, zackiger Ring an der Innenschicht der Exine stehen. Von diesem Ring lässt sich annehmen, dass er als Ansatzstelle für die Intine dient, welche so an ihrem inneren Rande leicht eine entsprechende Befestigung findet. Von jetzt ab gelingt es mit Chlorzinkjod die Intine deutlich blau, wenn auch nur in hellen Tönen, zu färben. Alsbald hat die Intine die ganze Substanz der Austrittpapillen verbraucht und die festen Theile der Exine erreicht (Fig. 61), womit der fertige Zustand des Pollenkorns gegeben ist. Auf Querschnitten sieht die Haut an den Austrittsstellen so aus, wie es unsere Fig. 62 zeigt, wobei oft geschieht, wie es auch in unserer

Figur zu sehen, dass die Aussenschicht der Exine, sammt Stäbchen, von der Innenschicht durch das Messer abgelöst wird.

Lässt man Chlorzinkjodlösung auf die verschiedenen Entwicklungszustände der Pollenhaut einwirken, so constatirt man, dass die zuerst gebildete, noch nicht in eine Aussen- und Innenschicht differenzirte Haut sammt den linsenförmigen Zwischenkörpern mehr oder weniger deutlich die Cellulose-Reaction giebt. Nach erfolgter Spaltung der Haut bleibt die äussere Schicht bei Chlorzinkjodbehandlung zunächst farblos, während die innere rasch in braunen Tönen sich färbt. Die Substanz der Zwischenkörper nimmt violettbräunliche Nuancen an, wobei die zuerst erzeugten linsenförmigen Theile heller bleiben. Die Innenschicht der Exine wird bei fortschreitender Verdicknng ausgeprägt gelbbraun gefärbt, so weiterhin auch die Aussenschicht und sehr prägnant auch, von ihrem ersten Auftreten an, die stäbchenförmig differenzirte Mittelschicht. Sehr dunkelbraune Färbung zeigen endlich anch die Abschlussscheiben der Papillen und zwar vornehmlich in ihren Randtheilen. — Ganz entsprechend der Gelbbraunfärbung durch Chlorzinkjodlösung schreitet die Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak und die Gelbfärbung durch concentrirte Schwefelsäure fort. Die ganz jungen Pollenkörner bleiben nach Behandlung mit Salpetersäure und Ammoniak, sowie nach Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure farblos, weiter folgen die Farbenerscheinungen an denselben Theilen der Wand, in derselben Reihenfolge und mit derselben relativen Intensität, wie wir sie für die Gelbraunfärbung mit Chlorzinkjodlösung angegeben haben. Der Hochgelbfärbung in Schwefelsäure geht auf jüngeren Entwicklungsstadien eine bräunlich-gelbe Färbung voraus. Parallel den geschilderten Tinctionen läuft auch diejenige mit Millon's Reagens, die deutlich ziegelroth-braune Farbentöne ergiebt. Die Mittelschicht und die

Ränder der Abschlussringe sind die stärkst gefärbten Partien. Noch instructiver ist endlich die Behandlung mit Eau de Javelle, welche die sich mit Chlorzinkjodlösung, Salpetersäure-Ammoniak und Millon's Reagens am stärksten färbenden Partien am meisten angreift. Es bleibt nach längerer Eau de Javelle-Einwirkung auf die Pollenhaut mittlerer Entwicklungsstadien schliesslich nur ein Skelett zurück, das vornehmlich aus der Aussen- und Innenschicht der Exine besteht. Die Mittelschicht wird fast vollständig herausgelöst.

So lässt sich denn in der Entwicklung der Pollenhaut bei Oenothera biennis sicher constatiren, dass das Cytoplasma neben und nach einander verschiedene Membranstoffe bildet und dass gebildete Membranen durch Einwanderung neuer Substanz nachträglich verändert werden. Die Anlage und das Wachsthum der Haut beruhen hier, wie sich das aus der combinirten Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte und der Reactionen ergiebt, zunächst auf der Bildung einer zarten Membran und ihrer linsenförmigen Zwischenkörper aus der Aussenschicht des Plasmakörpers, dann auf einer Verdickung der Zwischenkörper durch Apposition und ihrem weiteren Wachsthum durch Einwanderung neuer Substanzmassen, und in einer Dicken- und Flächenzunahme, so wie innerer Structurdifferenzirung der übrigen Theile der Exine durch Substanzeinwanderung. Dass die letzt gedachten Hauttheile hier von Anfang an in solcher Weise wachsen, das zeigt unzweifelhaft das Verhalten ihrer von der Substanz der Zwischenkörper gedeckten Partien. Den Schluss stellt die Anlage der Intine vor, welche nur unter den Zwischenkörpern entsteht und eine unabhängige Neubildung ist.

Die anderen den Onagrarieen entnommenen Beispiele, die in meinem Zellhautbuche[1]) Behandlung fanden, lassen

---

1) l. c. p. 95 ff.

sich nun im Anschluss an Oenothera biennis unschwer deuten. Die dort gegebenen Figuren sind auch richtig, bis auf den Umstand, dass ich die Anlage der Intine übersah und den in die Austrittspapille vordringenden Pollenschlauch von der Substanz derselben umgeben glaubte. Oenothera rosea, welche ich damals untersuchte, verhält sich fast ganz ebenso wie Oenothera biennis; das Einwandern von Körnchen in die Substanz der Austrittspapillen ist dort fast noch auffallender; die Verschlussscheibe, fast gleichmässig in ihrer ganzen Dicke entwickelt, ebenfalls deutlich von körnigen Streifen durchsetzt. Die Stäbchenschicht ist bei Oenothera rosea schwächer ausgebildet, dagegen setzen sich unregelmässige körnige Vorsprünge an der Innenfläche der Innenschicht innerhalb der Papillen bis gegen den Scheitel derselben fort.

Bei Gaura biennis[1]) sind es quere, leistenförmige Vorsprünge, welche jenseits der Abschlussscheiben von der in die Papillen eingedrungenen Substanz der Innenfläche der Exine aufgesetzt werden. Nachdem der Pollenschlauch die Papille ausfüllte, erscheint daher der Ring, wie die jenseits derselben liegenden Wandtheile, mit Vorsprüngen versehen, die im optischen Durchschnitt wie die Zähne eines Kammes aussehen und gegen den Scheitel der Papille zu allmählich an Höhe abnehmen. Dass alle solche Vorsprünge dazu beitragen werden, die an ihrer Spitze einer fortgesetzten Dehnung unterworfenen Intine an ihren Ansatzstellen innerhalb des Kornes zu fixiren, ist ohne Weiteres klar. Gaura biennis ist vielfach mit mehr als drei im Aequator vertheilten Austrittsstellen versehen. Die stäbchenförmige Mittelschicht wird bei Gaura biennis nur schwach entwickelt, die Scheibe, welche den Abschluss der Papillen bildet, entspricht derjenigen von Oenothera rosea.

---

1) l. c. p. 95 und Taf. VI, Fig. 39—55.

Mit Gaura biennis habe ich auch alle dieselben Reactionen wie mit Oenothera biennis durchgenommen. In beiden Fällen decken sich die Erscheinungen, so dass ich deren Schilderung hier nicht wiederholen will. Bemerkt sei nur, dass die Cellulose-Reaction mit Chlorzinkjod an der jungen Pollenhaut und ihren Zwischenkörpern hier leichter gelingt und deutlicher ist als bei Oenothera, und dass die an der Innenschicht der Exine, innerhalb der Papillen, auftretenden, bei Oenothera biennis fehlenden Leisten vom Augenblicke ihres Auftretens an durch Chlorzinkjodlösung intensiv gelbbraun gefärbt werden.

Für Epilobium Dodonaei brauche ich im Wesentlichen nur zu wiederholen, was ich in meinem Zellhautbuche[1]) gesagt habe und auf die dortige Figur[2]) zu verweisen. Die drei Austrittsstellen werden ganz ebenso wie bei Oenothera angelegt, dann durch eine Scheibe abgeschlossen, die dichter in ihrem nach aussen gekehrten Theile ist. Die cutinisirenden Theile der Exine nehmen an Dicke zu, auch in den von der Substanz der Austrittspapillen verdecken Stellen, und erfahren auch eine Spaltung in eine Aussen- und Innenschicht, zwischen welche eine nur sehr schwache Stäbchenschicht eingeschaltet wird. Das Einwandern körniger Substanz in den äusseren Theil der Papillen ist hier ganz besonders auffallend. Der dichtere Theil der Abschlussscheibe wird nach der Mitte zu dünner, wobei diese Scheibe an ihrer Aussenseite stark concav erscheint. Im Umkreis des inneren, weniger dichten Theiles der Abschlussscheibe werden der Innenschicht der Exine quere Leisten nach Art derjenigen von Gaura aufgesetzt. Ebensolche, wenn auch schwächere Leisten, bilden sich auch weiter nach aussen innerhalb der Papille Die Abschlussscheibe reicht hier sehr tief in das Zelllumen

1) l. c. p. 99.

2) Taf. VII, Fig. 65.

hinein, bis an diejenige Stelle, welche sich bei Oenothera biennis als ringförmiger Vorsprung zeichnet. Auch hier wird hierauf die Intine unter den Papillen angelegt und letztere durch den vordringenden Schlauch ausgefüllt.

Um Wiederholungen zu vermeiden, will ich nur bemerken, dass auch bei Clarkia elegans,[1]) unter sonst übereinstimmenden Verhältnissen, eine Abschlussscheibe an den Papillen angelegt wird, die im Innern weniger dicht ist,[2]) was, bei der späteren Durchbrechung, zwei Ringe am Grunde der Papillen giebt. Die Innenfläche der Exine innerhalb der Papillen bleibt bei Clarkia elegans glatt; eine Trennung der Exine in eine Aussenschicht und Innenschicht wird vollzogen, doch unterbleibt die Ausbildung einer mittleren Stäbchenschicht. Dessenungeachtet trennt sich unter dem Einfluss der Reagentien die stärker quellende Aussenschicht leicht von der Innenschicht. Körnige Bildungen in den Abschlussscheiben und längst der Wände in den Papillen lassen erkennen, in welcher Weise auch bei Clarkia die das Wachsthum der Wand vermittelnde Ernährung vor sich geht.

In seiner Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen[3]) sucht Wille zu zeigen, wie namentlich bei Onagrarieen die Appositionstheorie nicht ausreiche, um die Wachsthumvorgänge der Pollenhaut zu erklären.[4]) Die Einwände als solche sind berechtigt, die Schilderung, welche Wille hierauf von der Entwickelung der Pollenhaut von Oenothera biennis giebt, ist aber weniger

---

1) Vgl. Zellhautbuch p. 98 und Taf. VI, Fig. 61—64.

2) Das Weitere über den Bau dieser Scheiben ist l. c. zu vergleichen.

3) N. Wille, Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachsthum der Membran durch Intussusception, Christiania 1886.

4) l. c. p. 12.

zutreffend. Wille bemerkt es nicht, dass die Pollenkörner schon innerhalb der Specialmutterzellwände die linsenförmigen Austrittsstellen anlegen. Bei ganz jungen Pollenkörnern soll die Wand ganz einfach sein, aber wenig später sich in drei Schichten spalten, deren wasserreichste, innere, an drei Stellen besonders zunimmt. Die Substanz dieser Stellen soll alsdann an Höhe und Breite gewinnen und wasserhaltiger werden, was man sich nur durch Einlagerung von neuen Micellen mit grossen Wasserhüllen erklären könne. „Durch die starke Einlagerung von Micellen mit grossen Wasserhüllen wird zuletzt der alte Micellarbau in der Zwischensubstanz zerstört, welche zuerst ein körniges Aussehen annimmt, indem noch eine losere Micellarbindung besteht; aber zuletzt wird diese gänzlich sowohl in der eigentlichen Zwischenschicht wie in der sie nach innen zu begrenzenden Membranlamelle gesprengt und die dort angesammelten mehr oder minder desorganisirten Cellulosemicellen werden nun vom Protoplasma aufgenommen, welches sich so ganz in die Ausbuchtungen hinausdrängen kann." So werden die sich hier abspielenden Erscheinungen auf Grund der Intussusceptions-Theorie erklärt. Von der Ausbildung der stäbchenförmigen Mittelschicht in der Haut ist weder in der Beschreibung noch in den Abbildungen etwas zu finden; ebenso wird das Wachsthum der Haut an den Seiten der Papillen nicht bemerkt, welches ganz besonders gegen die Appositionstheorie in's Feld hätte geführt werden können, aber auch schwer mit Hülfe grosser und kleiner Cellulose-Micellen seine Erledigung fände. Wie nämlich ohne Betheiligung lebendiger Stubstanz, die wir in die Haut einwandern lassen, diese grossen und kleinen Micellen sammt Wasserhüllen ihren Weg durch die Zwischensubstanz bis zur Haut finden, in diese eindringen und dort bestimmte Structurirung veranlassen sollten, wäre schwer zu erklären. Wie Wille weiter dazu gelangt, die Innen-

schicht der Exine als Intine zu bezeichnen,[1]) mag dahingestellt bleiben.

Die bei den Onagrarieen gesammelten Erfahrungen sollen uns die, so hoffe ich, richtige Deutung des Wachsthums auch solcher Pollenkörner erleichtern, die mit Auswüchsen auf ihrer Oberfläche versehen sind. Wir wenden uns zunächst an den Senecio-Pollen.

Die Pollenkörner von Senecio vulgaris sind ellipsoidisch, im trocknen Zustande an drei, um je ein Drittel des Umfangs auseinander liegenden, meridian verlaufenden Streifen eingefaltet. Innerhalb der Falten im Aequator des Korns wölbt sich die Pollenhaut papillenartig vor, die Austrittsstellen für den Pollenschlauch bildend. Den besten Einblick in den Bau der Pollenhaut erhält man in Chloralhydratlösung, namentlich wenn man Alcohol-Material und nicht völlig reife Pollenkörner zur Betrachtung wählt. Unser *Bild* 8, Taf. III, ist nach einem solchen Präparat entworfen und stellt den optischen Durchschnitt eines Pollenkorns bei aufrecht stehender Läugsachse dar.[2]) Die Pollenhaut weist zwei getrennte Schichten auf, die innerhalb der Falteu sich zu einer einzigen Membran vereinigen. Die Choralhydratlösung veranlasst, besonders an dem noch nicht völlig ausgereiften Korn, eine ungleiche Quellung der beiden Schichten, wodurch diese von einander getrennt werden und um so deutlicher in die Erscheinung treten. Die Aussenschicht ist mit scharf zugespitzteu Stacheln bedeckt, die in der oberen Hälfte homogen erscheinen, in der unteren hingegen von körnigen Streifen durchsetzt sind, welche nach der Oberfläche der Stacheln zu ein wenig divergiren. Von oben gesehen erscheinen diese

---

1) l. c. p. 16.

2) Für das Bild eines ganzen Pollenkorns von Senecio vulgaris vgl. die Figur 99 auf Taf. VII. meines Zellenbuches, die Beschreibung ebenda. p. 105.

Streifen als dunkle, im Innern des Stachels vertheilte Punkte. Die Innenschicht der Haut zeichnet sich durch stärkere Lichtbrechung von der äusseren aus und verräth eine mehr oder weniger deutliche radiale Streifung. Zwischen den Stacheln zeigt die Aussenschicht dieselbe Structur wie die Stachelbasis (Fig. 8). Während die Aussenschicht in der Choralhydratlösung vornehmlich an Flächenausdehnung gewinnt, nimmt die Innenschicht in radialer Richtung an Dicke zu. Sie erscheint als eine stark lichtbrechende, homogene Haut, in welcher Schichtung und Streifung nicht zu erkennen sind. Innerhalb der Falten zeigt die einfache Haut, zu welcher beide Schichten verschmolzen sind, die Dicke und Beschaffenheit der Innenschicht. Die Ausstülpungen dieser Haut im Aequator, die zur Pollenschlauchbildung dienen sollen, verquellen im Chloralhydrat sehr bald, so zwar, dass nur ein dünnes, innerstes Grenzhäutchen von derselben zurückbleibt. So ist es auch an zwei der Ausstülpungen in Fig. 8 dargestellt, während an der dritten das Bild nach einer etwas höher gelegenen Stelle der Falte, oberhalb der Ausstülpung, ausgeführt wurde.

Diese Schilderung dürfte zur Orientirung vor Eintritt in die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung genügen.

Zu diesem Zwecke diente vornehmlich frisches Material, dass ich mit concentrirter Salpetersäure, respective concentrirter Schwefelsäure, behandelte. Meridiane Längsschnitte durch entsprechend junge Blüthenköpfchen wurden in einen Tropfen der concentrirten Säure gelegt, mit Deckglas bedeckt und nach einiger Zeit letzteres mässig angedrückt. Die einzelnen, durch die Säure erweichten Blüthen treten bei solchem Druck leicht aus einander und sind unter der Einwirkung der Säure auch so durchsichtig geworden, dass die Untersuchung des Antheren-Inhalts keine Schwierigkeit mehr bereitet. Unter Umständen wurde der Druck bis zu theil-

weiser Befreiung des Inhalts der Staubfächer gesteigert. Die Säuren fixiren den Inhalt der Staubfächer so weit als nöthig, und führen die jungen Pollenkörner unversehrt der Beobachtung zu. Das Studium der jüngsten, noch von den Mutterzellen umschlossenen Entwicklungszustände wurde hingegen an frischem Material in Wasser und an Alcohol-Material in Glycerin vorgenommen, da die Mutterzellwände in den Säuren sofort verquellen.

Zunächst ist leicht festzustellen, dass die Membran der Specialmutterzellen an der Bildung der Pollenhaut nicht betheiligt ist. Die innerste Membranschicht der Specialmutterzellen markirt sich hier überhaupt nur schwach und widersteht der Auflösung nur wenig länger als deren übrige Theile. Hingegen gelangt man zu dem Ergebniss, dass es auch hier die Hautschicht der Pollenzelle selbst ist, die sich in die Membran verwandelt (Taf. III, Fig. 1). Namentlich sieht man dies gut an Alcohol-Material an Orten, wo sich der Zellinhalt partiell von der werdenden Zellhaut zurückgezogen hat (Fig. 1, rechts). Das von der zarten Membran umgebene Pollenkorn beginnt sich sofort, dem fertigen Zustande gemäss, innerhalb meridian vertheilter Streifen zu falten. Es hängt dies mit einer ungleichen Ernährung der jungen Haut zusammen. Zwischen den drei sich einfaltenden Streifen ist das Flächen- und Dickenwachsthum der Haut stärker und wölbt sich dieselbe daher an jenen Stellen vor. Auf die Dickenzunahme der Haut zwischen den eingefalteten Stellen folgt dort auch eine Spaltung derselben in zwei Schichten. Es ist dies leicht bei Anwendung von Salpetersäure oder von Schwefelsäure zu constatiren (Fig. 2), wo die beiden Schichten quellend auseinander treten. Die Spaltung unterbleibt an den gefalteten Stellen, so dass die beiden getrennten Schichten der übrigen Haut dort zusammenlaufen. Es sind das fast die nämlichen Verhältnisse, wie sie uns in den Pollenkörnern

der Onagrarieen entgegengetreten sind und weisen sie hier auf die nämlichen Vorgänge hin. Namentlich entspricht das hier gegebene Verhalten demjenigen von Clarkia elegans, wo eine Trennung der Pollenhaut in eine Aussen- und Innenschicht ohne Differenzirung einer Mittelschicht erfolgt. Es ist klar, dass uns somit auch bei Senecio vulgaris in der doppelt zusammengesetzten Haut nur eine Exine entgegensteht. Sofort nach stattgefundener Spaltung der Exine beginnt an deren Aussenfläche die Anlage der Stacheln, als kleiner punktförmiger Erhöhungen (Taf. III, Fig. 2). Die Dicke der Innenschicht und so auch der eingefalteten Stellen nimmt hierauf rasch zu. Nächstfolgende Entwicklungszustände (Fig. 3, 4, 5), in concentrirter Schwefelsäure untersucht, zeigen alsdann wieder eine Dickenzunahme der Aussenschicht, ungeachtet dieselbe durch die Innenschicht vom protoplasmatischen Zellkörper getrennt ist. Ich glaubte früher, im Hinblick auf die bei Hydropterideen gesammelten Erfahrungen, für solche Vorgänge in allen Fällen die Thätigkeit der umgebenden Tapetenzellen in Anspruch nehmen zu können; doch kleiden diese Tapetenzellen bei Senecio vulgaris noch intact die Wände des Faches zu einer Zeit aus, in welcher die Stacheln an der Pollenhaut eine nicht unbedeutende Grösse bereits erreicht haben. So waren die Tapetenzellen noch unverändert in ursprünglicher Lage zu sehen, als die Pollenkörner das Stadium der Figur 4 erreicht hatten. Es kann sich somit auch hier nur um Bildungsvorgänge handeln, die durch Substanzeinwanderung vom Innern des Pollenkornes aus bedingt werden, und da hierbei neue, zuvor nicht vorhandene Structuren auftreten, so kann es nur lebendige Substanz sein, welche diesen Vorgang vermittelt. Diese lebendige Substanz muss die Innenschicht der Exine durchwandern, um in die Aussenschicht zu gelangen. So kommt es denn auch, dass die junge Pollenhaut vom Beginn ihres Dickenwachsthums an die Reactionen giebt, die cutinisirten

Membranen eigen sind und die in so vielen Reactionen mit den Proteïn-Substanzen übereinstimmen.

Die an der Exine zunächst sichtbar werdenden Stachelanlagen *sind homogen; sie repräsentieren* die Spitzen dieser Gebilde. Bei weiterer Grössenzunahme werden erst unter den homogenen Spitzen die von körnigen Strängen durchsetzten basalen Theile angelegt. Zugleich mit letzteren bildet sich auch zwischen den Stacheln die von eben solchen Strängen durchsetzte äussere Lage der Aussenschicht der Exine aus. Die innere Lage dieser Aussenschicht nimmt währenddem auch an Dicke zu und verräth radiale Streifung, die jedenfalls der Ausdruck ist für zahlreiche feine, diese Hautlage durchsetzende Poren. Ebenso wächst zusehends die Dicke der Innenschicht der Exine. Ein junges Pollenkorn in demjenigen Entwicklungsstadium, das Figur 5 uns vorführt, zeigt eigentlich bereits in der Anlage den ganzen späteren Bau der Pollenhaut; die vorhandenen Theile brauchen nur noch an Masse zuzunehmen, um den Zustand der reifen Pollenhaut (Fig. 6, 8, 9) zu erreichen. Die Intine ist kurz vor der Reife des Pollenkorns besonders quellbar, wie es das in Chloralhydratlösung liegende Pollenkorn der Figur 7 zeigt. Das starke Auseinanderweichen der beiden Häute macht solche Entwicklungsstadien sehr instructiv. Etwa auf dem Zustande der Figur 5 wandern die Tapetenzellen zwischen die Pollenkörner ein und dienen zu ihrer Ernährung. Aus dem Inhalt dieser Tapetenzellen werden auch zahlreiche, orangerothe Oeltropfen erzeugt, welche auch der Aussenschicht der Exine, die Stachelspitzen ausgenommen, eine gelbe Färbung ertheilen. Durch längeres Liegen in Alcohol wird die Exine entfärbt.

Die Aussenschicht wie die Innenschicht der Exine nehmen, mit Salpetersäure-Ammoniak behandelt, intensiv gelbe Färbung an. Besonders kräftig färben sich die körnigen Stränge

an der Aussenschicht, am schwächsten an denselben die Stachelspitzen. Mit Millon's Reagens tritt die charakteristische Rothfärbung ein in derselben Abstufung. Rosafärbung mit Zucker und Schwefelsäure wollte hingegen nicht gelingen. Ebenso wenig eine Färbung mit dem neuen, von Krasser empfohlenen Reagens auf Eiweisskörper, dem Alloxan.[1]) Die Benutzung dieses Reagens gab ich überhaupt alsbald auf, weil sich dasselbe als wenig geeignet für mikrochemische Zwecke, selbst bei unzweifelhaftem Vorhandensein von Eiweisskörpern, erwies. Von concentrirter Schwefelsäure wird auch die Innenschicht der Exine auf keinem Entwicklungszustand angegriffen; ihr widersteht auch die Membran im Bereich der Falten, welche überhaupt in ihren Reactionen der Innenschicht gleicht. Es werden in der Schwefelsäure nur die Austrittspapillen gelöst, die auch in Kupferoxydammoniak schwinden und auch, wie schon früher erwähnt, in Chloralhydratlösung verquellen. Cellulose-Reaction mit Jod und Schwefelsäure ist auch an der Innenschicht der Exine nicht mit Deutlichkeit zu erzielen, vielmehr nehmen Aussenschicht wie Innenschicht hierbei alsbald rothbraune Färbung an. Am schwächsten gefärbt zeigen sich hierbei wiederum die Stachelspitzen. Auch an Austrittspapillen wollte sichere Cellulose-Reaction nicht gelingen.

Aus der Entwicklungsgeschichte und dem mikrochemischen Verhalten geht wohl zur Genüge hervor, dass auch die Pollenhaut von Senecio vulgaris durch Einwanderung von Substanz aus dem Cytoplasma des Pollenkorns wächst Die erste, zarte Hülle um das Pollenkorn geht aus der Hautschicht desselben hervor, nimmt dann aber an Umfang und

---

1) Untersuchungen über das Vorhandensein von Eiweiss in der pflanzlichen Zellhaut, nebst Bemerkungen über den mikrochemischen Nachweis der Eiweisskörper. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Bd. XCIV, 1886, p. 135.

Dicke zu, indem lebendige Substanz aus dem Zellinnern in dieselbe eindringt. Das zeigt sich zunächst schon in der Spaltung, welche die Hautanlage in eine Aussen- und Innenschicht zerlegt, eine Spaltung, welche innerhalb der eingefalteten Hautstreifen unterbleibt; dann zeigt sich dies noch prägnanter in dem Hervorwachsen von Stacheln aus der Oberfläche der Aussenschicht und der Structurirung, welche diese Aussenschicht in ihren äusseren Theilen erfährt. Nach erfolgter Spaltung ist die Substanz, welche die Verdickung der Innenschicht bedingt, etwas verschieden von der in der Aussenschicht auftretenden, entspricht andererseits derjenigen, welche den eingefalteten Stellen in deren ganzer Dicke zukommt. An letzteren zeichnet sich aber eine äquatorial gelegene Stelle, die Austrittsstelle des Pollenschlauchs, von Anfang an, durch ein etwas abweichendes Verhalten aus. Die Innenschicht zeigt nur mehr oder weniger deutliche radiale Streifung, sonst keine andere Structur; ob dieselbe so wie die eingefalteten Hautpartien nur durch Vermittlung der eingewanderten Substanzen, oder etwa auch durch Apposition neuer Lamellen wächst, muss dahingestellt bleiben. Die Annahme einer Apposition lässt sich nicht kategorisch ausschliessen, doch spricht gegen dieselbe der Umstand, dass die in Betracht kommenden Hauttheile auch während ihres Wachsthums, der ganzen Masse nach, der Schwefelsäure gleichmässig widerstehen und die Reactionen cutinisirter Substanzen zeigen. Dass diese Innenschicht aus einer etwas andern Substanz als die Aussenschicht besteht, das zeigt aber ihr Verhalten gegen Eau de Javelle, der sie länger als die Aussenschicht resistirt. Die Aussenschicht scheint mehr Substanzen zu enthalten, die sich in ihrem Verhalten dem eingewanderten Cytoplasma nähern. Zu bemerken ist, dass in den eingefalteten Membranstreifen die dem Zellinnern zugekehrten Theile stärker wachsen als die nach aussen gekehrten,

so dass der angrenzende Spalt die Substanz dieser Streifen zunächst in halber Dicke, später hingegen näher der Aussenfläche trifft. Der nach aussen von der Ansatzstelle des Spaltes gelegene Theil hat eben nicht mehr wesentlich an Masse zugenommen, während der innere um das Mehrfache dicker geworden ist. — Von einer Hautbildung, die als Intine bezeichnet werden könnte, habe ich nichts bei diesen Pollenkörnern gefunden, die quellbaren Austrittspapillen der Exine dienen zur Pollenschlauchbildung.

Die Pollenkörner von Passiflora coerulea, die ebenfalls schon häufig genug Gegenstand der Untersuchung gewesen sind[1]), besitzen annähernd kugelige Gestalt, doch mit drei etwas vorspringenden, buckelförmigen Erhebungen. Letztere erscheinen gleichmässig in einer Ebene um das Pollenkorn vertheilt. Die Pollenkörner sind grau gefärbt und zeigen eine zierliche Structur der Exine. Letztere ist in polygonale Felder durch Leisten getheilt, die in der Aufsicht aus aneinander gereihten, länglichen Körnern zu bestehen scheinen. Die Felder sind fein punktirt. Die drei buckelförmig vorspringenden, kreisförmig umschriebenen Hautpartien, die als Deckel bezeichnet worden sind, werden durch glatte Hautstreifen von dem „Mittelstück" der Haut getrennt. Behandelt man diese Pollenkörner mit hinreichend starker Chromsäure, so werden die Deckel von dem Mittelstück getrennt und flottiren frei in der umgebenden Flüssigkeit. Guten Einblick in den Bau der Haut kann man mit Chloralhydrat gewinnen, einen noch bessern auf Querschnitten. An letzteren (Taf. III, Fig. 15) stellen sich die vorspringenden Leisten als keulenförmige Gebilde dar, die mit schmaler Basis einer dünnen Membran: der Exine, inserirt sind. Inner-

1) Vgl. z. B. die Abbildungen bei Schacht, Ueber den Bau einiger Pollenkörner. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, Taf. XVIII. Figur 16—19.

halb der Felder entspringen dieser Membran wesentlich kleinere, sonst ähnlich gestaltete Keulen von unter einander gleicher Höhe, in annähernd regelmässiger Vertheilung. Sie sind es, die sich als Punkte in der Flächenansicht präsentiren. Die Querschnitte lehren mit Bestimmtheit, dass auch diese kleinen Keulen frei endigen, und dass keine gemeinsame Haut über denselben ausgespannt ist (Fig. 15). Im optischen Durchschnitt, an Chloralhydrat-Präparaten, ist dies nicht sicher zu entscheiden, da der obere Rand derselben einen fortlaufenden Contour bildet, der leicht als geschlossene Abgrenzung angesehen werden kann (Fig. 14). Unter der Exine liegt eine dicke, das Licht stark brechende Intine (Fig. 15, 16), welche eine radiale, auf das Vorhandensein zahlreicher Poren hinweisende Streifung, hingegen keinen lamellösen Bau verräth. An den zwischen dem Mittelstück und den Deckeln gelegenen Bändern ist die Exine auf die dünne Haut, die an anderen Orten die Keulen trägt, beschränkt (Fig. 14). Umgrenzt werden die Bänder von solchen Leisten wie die Felder, doch von geringerer Höhe. Diese Leisten keilen sich an ihren Rändern aus (Fig. 14). Die Intine ist unter den Bändern etwas weniger quellungsfähig und markirt sich aus diesem Grunde dort besonders stark (Fig. 14). An zarten Querschnitten gelingt es, die Intine mit Jod und Schwefesäure blau zu färben, doch muss hierbei sehr vorsichtig verfahren werden. Die in erhärtetem Gummischleim ausgeführten Schnitte sind trocken auf den Objectträger zu legen, ein Tropfen Jodtinctur auf dieselben zu bringen, mit Deckglas zu bedecken und hierauf vom Deckglasrande aus ein Tropfen verdünnter Schwefelsäure (2 Theile Schwefelsäure, 1 Theil Wasser) hinzuzufügen. An einzelnen Stellen, wo die Reagentien in richtigem Verhältniss zur Wirkung gelangen, nimmt die Intine alsdann eine blaue, richtiger violette Färbung an, die alsbald aber durch eine rothbraune Tinction

verdeckt erscheint. An den meisten Orten tritt sofort auch in der Intine, übereinstimmend mit der Exine, die rothbraune Färbung ein. Die Blaufärbung der Intine von Passiflora Lowei mit Jod und Schwefelsäure war bereits Schacht gelungen.[1]) Mit Chlorzinkjodlösung konnte ich keine Blaufärbung erhalten; sofort erfolgte an Exine wie Intine intensive Rothbraunfärbung. Dieselbe, wenn auch etwas weniger intensiv, ist mit Jodlösung allein schon zu erzielen. Die ganze Pollenhaut giebt auch ausgeprägte Gelbfärbung mit Salpetersäure und Ammoniak, und Rothfärbung mit Millon's Reagens. Als ein selten vorkommender Fall ist zu verzeichnen, dass hier stellenweise auch Rothfärbung mit Alloxan gelingt. In Kalilauge wird die Pollenhaut gelb. Intine und Extine widerstehen der concentrirten Schwefelsäure; nur die unter den glatten Stellen der Exine gelegenen Austrittsringe der Intine werden gelöst. So verhalten sie sich auch, im Gegensatz zu den übrigen Hauttheilen, in Cuoxam. Eau de Javelle löst bei richtiger Regulirung der Einwirkung zunächst nur die Exine, während die ganze Intine im gequollenen Zustande erhalten bleibt. Die Austrittsringe quellen hierbei zunächst schwächer als die übrigen Theile der Intine und markiren sich scharf im Bilde (Taf. III, Fig. 13). Mit *Congoroth werden beide Pollenhäute nur schwach, intensiv* hingegen mit Fuchsin gefärbt.

Die reifen Pollenkörner von Passiflora coerulea sind von zahlreichen, orangegelben Oeltropfen umgeben, welche es auch sind, die der Pollenmasse das gelbe Aussehen verleihen. An der Oberfläche der Körner haftend findet man ausserdem noch weisse, ziemlich stark lichtbrechende Substanzmassen, von mehr oder weniger regelmässiger Tropfenform. Diese Massen erinnern ebenfalls in ihrem Aussehen an Oele, reagiren jedoch

1) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 132.

nicht als solche, zeigen vielmehr ganz dasselbe Verhalten wie die Substanz der Intine, mit der sie jedenfalls sehr nahe verwandt sind. Sie gehen wie das orangegelbe Oel aus dem Inhalt der Tapetenzellen hervor. Sie mögen, wie die Intine, aus einem Gemisch von Kohlehydraten und den Proteïnstoffen ähnlich reagirenden Körpern bestehen, denn sie zeigen, wenn auch etwas weniger prägnant wie die Intine, die Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak und die Rothfärbung mit Millon'schem Salze.

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen lehren, dass der Inhalt der Specialmutterzellen sich mit einer eigenen Haut umgiebt, an deren Bildung auch hier die innere Verdickungsschicht der Specialmutterzellen nicht betheiligt ist. Noch vor Auflösung der Specialmutterzellen, in etwa 15 mm hohen Blüthenknospen, hat die Bildung der Leisten an der äusserst dünnen Pollenhaut: der Exine, begonnen. Diese Haut erscheint in Oberflächen-Ansicht bereits deutlich gefeldert. An befreiten Pollenkörnern bilden die Leisten alsbald deutlich vorspringende Höcker, zwischen welchen die Exine öfters schwach festonirt erscheint (Taf. I, Fig. 10). Die Bildung der kleinen Höcker in den Feldern folgt bald auf die Anlage der Leisten (Fig. 11). Es ist klar, dass alle diese Auswüchse ohne Betheiligung der Tapetenzellen entstehen, da die letzteren noch unverändert die Wand der Staubfächer einnehmen: auch hat ja, wie schon erwähnt, die Bildung der Leisten noch innerhalb der Specialmutterzellen begonnen. Es kann eben auch hier die zur Bildung der Auswüchse dienende Substanz nur in die Membrananlage eingewandert sein, um die Entstehung derselben zu veranlassen. Die junge Haut erscheint deutlich radial gestreift. An den ringförmigen Austrittsstellen werden Auswüchse nicht gebildet. In etwa 30 mm hohen Blüthenknospen, nachdem die Structur der Exine angelegt ist, die Pollenkörner aber doch erst etwa zwei

Drittel ihrer vollen Grösse erreicht haben, tritt die Intine auf. Ihre Entstehung aus der Hautschicht des Plasmakörpers fällt wieder in die Augen und die Behandlung mit contrahirenden Mitteln, so auch Alcohol-Glycerin-Präparate, geben auf solchen Entwicklungszuständen sehr instructive Bilder. Deutlich erscheint die Intine in den ersten Stadien ihrer Anlage, wie aus radial angeordneten Stäbchen aufgebaut (Fig. 12). Die Intine ist bereits angelegt, wenn die Tapetenzellen, deren Inhalt durch das Auftreten entsprechend tingirter Oeltröpfchen sich zuvor gelblich färbte, ihre Selbständigkeit aufgeben und zwischen die Pollenkörner einwandern.

Die in ihrer Einwirkung auf die fertige Pollenhaut besprochenen Reagentien wurden auch auf sämmtlichen Entwicklungszuständen angewandt und zwar mit stets übereinstimmendem Resultat. Denn Exine und Intine geben vom Beginn ihres Wachsthums an dieselben Reactionen wie im fertigen Zustande. Nur die Quellungsfähigkeit der Austrittsringe der Intine verändert sich mit dem Alter. In der Jugend sind diese Bänder besonders quellbar und geben daher auch keine charakteristischen Reactionen, weiterhin nimmt ihre Quellbarkeit ab und sinkt schliesslich, wie wir das gesehen haben, unter diejenige der angrenzenden Stellen.

Fassen wir die bei Passiflora coerulea gewonnenen Resultate zusammen, so ergiebt sich, übereinstimmend mit den früheren Fällen, eine Anlage der Exine als polleneigene Haut aus der Hautschicht des Pollenkorns. Dann ein Flächen- und Dickenwachsthum derselben durch Substanzeinwanderung, jedenfalls einer Einwanderung lebendiger Substanz aus dem Zellinnern, welche auch die Bildung der Auswüchse an der Aussenfläche der Exine besorgt. Hierauf Neubildung der Intine aus der Hautschicht des Plasmakörpers und Flächen- und Dickenwachsthum derselben, sowie auch noch der Exine, durch Einwandern von Substanz. Die Substanz, welche nach

Anlage der Intine zum Wachsthum der Exine verwandt wird, muss erstere passiren. Ob der Intine auch neue Lamellen durch Neubildung apponirt werden, muss dahingestellt werden. *Anknüpfungspunkte für eine solche Annahme sind aber nicht vorhanden. Exine und Intine erscheinen in ihrer stofflichen* Zusammensetzung nur gradweise verschieden: erstere ist reicher an den auf Cutin reagirenden Substanzen wie letztere. Die Austrittsringe der Intine zeichnen sich durch eine noch etwas weitergehende stoffliche Verschiedenheit aus.

Die von mir seinerzeit gemachten Angaben[1]) über die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Malvaceen kann ich auch jetzt noch aufrecht halten, hingegen muss die Deutung, die ich den Entwicklungsvorgängen gab, modificirt werden.

Ich untersuchte Althaea rosea, Malva rotundifolia und M. crispa. Innerhalb der Specialmutterzellen der Tetrade, welche ein scharf markirtes Grenzhäutchen aufweisen, werden die Pollenzellen mit einer eigenen, zarten Haut umkleidet. Dieses konnte ich am schönsten bei Malva rotundifolia constatiren, und zwar an Schnitten, die ich frisch im Wasser untersuchte. Im Wasser platzten sowohl die Specialmutterzellen, als auch die polleneigenen Häutchen. Der Inhalt der Pollenzellen entleert sich nach aussen, während die polleneigenen Häutchen gefaltet in den Specialmutterzellen zurückbleiben. — Zwischen den Pollenmutterzellen selbst, sowie denselben und den Tapetenzellen, werden frühzeitig feine Körnchen sichtbar, welche aus der Substanz der sich lösenden Scheidewände hervorgehen. Etwas gröbere Körnchen entstehen weiterhin aus der Gallerte der Specialmutterzellen. Diese Körnchen nehmen mit Jod hellgelbe

---

1) l. c. p. 86. *Vergl. dort auch die Figuren Taf. V. u. VI.* Fig. 1—26.

Färbung an. Nach erfolgter Auflösung der Specialmutterzellen lassen die Tapetenzellen an ihren Innenflächen eine besondere Haut nicht mehr erkennen, doch behalten sie zunächst noch ihre Selbständigkeit bei. Die getrennten, jungen Pollenzellen beginnen rasch ihre Haut zu verdicken. Hierbei werden die zahlreichen runden, für diese Haut charakteristischen Poren sofort ausgepaart. Diese Poren dienen am fertigen Pollenkorne dem Austritt der zahlreichen Pollenschläuche; zuvor dürften sie dem jungen Pollenkorn die Stoffaufnahme aus der Umgebung erleichtern. Die auftretenden Verdickungsschichten zeigen sich stark quellbar; alsbald nach ihrer Anlage nimmt aber ihre Quellbarkeit ab. Bei relativ noch geringer Dicke der Pollenhaut beginnen sich die Stacheln auf deren Aussenseite zu erheben. Sie erscheinen wie Ausstülpungen dieser Aussenseite und zeigen zunächst im Innern nur geringe Dichte. Diese Dichte nimmt in der Folge rasch zu. Den jungen Stachelanlagen haften bei Althaea rosea und Malva crispa Körnchen von aussen an. An Alcohol-Präparaten bilden diese Körnchen oft Ringe an den Stachelanlagen, und zwar dann um alle Stacheln in gleicher Höhe. Es hängt letztere Erscheinung mit der Contraction zusammen, welche die jungen Pollenkörner im Alcohol erfahren. Die Betheiligung dieser umgebenden Körner am Wachsthum der Stacheln kann jedenfalls nur eine indirecte sein. Dieselben dürften als Nahrung der lebendigen Substanz dienen, welche die Ausgestaltung der Pollenhaut besorgt. Bei Malva rotundifolia fehlen solche Körnchen meist auch an Alcohol-Präparaten, oder sie sind in denselben nur spärlich vertreten und zeigen nur geringe Grösse. Das hängt dort mit ihrer spärlichen Bildung bei Auflösung der Mutterzellwände zusammen. — Nachdem die Stacheln der Pollenhaut eine bestimmte Höhe erreicht haben, wird an dieser Haut eine besonders ausgestaltete Aussenschicht von

radialem Bau differenzirt.[1] Es ist das im Grunde genommen ein sehr ähnlicher Bau, wie wir ihn bei Senecio vulgaris kennen gelernt haben (Taf. III, Fig. 8), nur dass dort Innen- und Aussenschicht sich von einander trennen. Wir haben es somit in der Pollenhaut von Althaea rosea, von Malva rotundifolia, von Malva crispa, mit einer Exine zu thun, die eine relativ dünne Aussenschicht und eine weit mächtigere Innenschicht besitzt. Die Aussenschicht ist stäbchenförmig differenzirt und trägt die homogenen Stacheln; die Innenschicht lässt keine bestimmte Structur, vor Allem auch keine Schichtung erkennen. Innen- und Aussenschicht sind mit runden, relativ weiten Poren durchsetzt, die nach aussen nur von einem ganz zarten Häutchen abgeschlossen erscheinen.

Das polleneigene Häutchen nimmt gleich bei seinem Auftreten in Chlorzinkjodlösung einen bräunlichen Ton an. Nach begonnenem Dickenwachsthum wird diese Färbung ausgeprägt braun, und so färbt sich auch weiterhin die Exine, mit Ausnahme der Stacheln, die auch hier nur gelblich tingirt werden.

Die Stacheln haben ihre definitive Grösse fast erreicht, wenn die Tapetenzellen ihre Selbständigkeit aufgeben, um zwischen die Pollenkörner einzuwandern. Letztere füllen sich nun rasch mit Inhalt an, was bei der relativ grossen Dicke der Exine, vornehmlich durch Vermittlung der Poren erfolgen dürfte. Noch bevor die Füllung vollendet ist, tritt um den gesammten Inhalt des Pollenkorns die auf Cellulose reagirende Intine auf. Dieselbe ist sehr zart; zunächst quellbarer unterhalb der Poren der Exine. Noch vor Anlage der Intine führt der eine Zellkern des Pollenkorns die Zweitheilung aus.[2])

---

1) Vergl. in meinem Zellhautbuche die Figuren 17 u. 19 auf Taf. V.

2) l. c. Taf. V, Fig. 11.

Die junge Exine von Althaea rosea giebt sehr schön die erprobten Färbuugen mit Salpetersäure-Ammoniak und mit dem Millon'schen Salze, also die sogenannten Proteïn-Reactionen. Bei Malva rotundifolia wollte es mir zunächst nicht gelingen, diese Reactionen deutlich zu erhalten, bis dass es sich zeigte, dass man sie dort auf relativ sehr jungen Entwicklungsstadien vornehmen muss. Mit concentrirter Schwefelsäure werden die Pollenhäute der drei genannten Malvaceen, von Beginn der Stachelbildung an, schön rosenroth gefärbt. Diese Färbung geht in dunkelroth an der Exine der reifen Pollenkörner der beiden Malven über, während sie schliesslich rothbraun bei Althaea rosea wird. Sofort schön carminroth wird die Färbung bei Althaea rosea, wenn man die concentrirte Schwefelsäure auf trockne, unter Deckglas liegende Querschnitte der Pollenkörner einwirken lässt. Der Inhalt des Pollenkorns nimmt dann gleichzeitig hellgelbe Färbung an. Mit concentrirter Kalilauge wird die Exine von Althaea rosea, was wiederum am Schnitte am schönsten hervortritt, rothgelb gefärbt. Diese Färbung geht bei dem Erwärmen in Gelbbraum über. Bei längerer Einwirkung der Kalilauge wird sie rein gelb. Längeres Kochen in Kalilauge wird, wie auch bei anderen Pollenkörnern und Sporen, von der Exine gut vertragen. In dem Schulze'schen Macerationsgemisch wird die Exine der Pollenquerschnitte von Althaea rosea ganz durchscheinend und nach längerer Einwirkung schon in der Kälte in ölige, farblose Massen verwandelt und gelöst. Fast momentan erfolgt diese Lösung bei Erwärmung. Ebenso findet baldige Lösung in Eau de Javelle statt. — Eine Schichtung in der Exine gelang mir mit keinem dieser Reagentien hervorzurufen.

Holzstoffreaction war an den Pollen weder mit Anilinsulfat noch mit Phloroglucin und Salzsäure an den Querschnitten des Althaea-Pollens zu erzielen.

Fassen wir hier die Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte und der Reactionen zusammen, so kommen wir etwa zu nachstehendem Resultate: Neubildung der polleneigenen Haut. Verdickung und Ausgestaltung derselben durch in dieselbe einwandernde Substanz. Neubildung der Intine. — Der Mangel jeglicher Schichtung in der Exine, sowie die Reactionen derselben schon während ihres Wachsthums sprechen dafür, dass dieselbe nicht durch Neubildung neuer Membranlamellen, vielmehr durch Vermittlung in dieselbe eindringender, lebendiger Substanzmassen wächst. Diese können auch allein das Hervortreten der Stacheln auf der Oberfläche und die nachträgliche Ausbildung der äusseren Stäbchenschicht veranlassen. An den Stellen, wo die Poren in der Exine ausgebildet werden, findet keine Einwanderung von Substanz statt und bleibt die Exine auf die ursprüngliche Dicke des polleneigenen Häutchens beschränkt. Dass dieses nicht etwa auch an anderen Stellen als solches fortbesteht und die Verdickungsmassen ihm nur apponirt werden, das zeigt auch der Umstand, dass es sich auf keinem Entwicklungszustande an den Stachelanlagen unterscheiden lässt. Unter allen Umständen müsste ja aber dieses Häutchen stark ernährt werden, um die Stacheln decken zu können. Die Substanz der Innenschicht der Exine bei den Malvaceen entspricht der Hauptsache nach in ihren Reactionen der Substanz der Intine bei Passiflora; doch gelang es bei ersterer nicht, unter irgend welchen Bedingungen Cellulose-Reaction zu erlangen. Bei den Passifloren ging die genannte Intine aus einer zunächst zarten, neu gebildeten Haut hervor, die weiter durch Substanzeinwanderung an Dicke zunahm. Bei Malven bleibt hingegen die am Schluss der Entwicklung angelegte Intine sehr zart und weist Cellulose-Charakter auf. Die Exine wird andererseits mit grossen Poren versehen, um den

Austritt der Intine bei der Pollenschlauchbildung zu ermöglichen.[1])

Einen den Malvaceen sehr ähnlichen Bau haben die Pollenhäute der Nyctagineen und mancher Convolvulaceen. Auf ihre Schilderung hier einzugehen, würde wesentlich neue Gesichtspunkte nicht fördern; kurz sei nur der fertige Zustand bei Quamoclit (Ipomoea) coccinea Moench berührt. Das Pollenkorn ist dort ganz nach dem Typus der Malven gebaut. Zahlreiche Austrittsporen durchsetzen die dicke Innenschicht der Exine und werden nach aussen zu durch ein zartes Häutchen geschlossen. Das in die Austrittsporen papillenartig vorgewölbte Cytoplasma des Pollenkorns ist von einer relativ starken Intine umhüllt. Die Austrittsstellen münden nach aussen in der Mitte je eines polygonalen Feldes. Vorwiegend sind diese Felder viereckig und an den Ecken mit je einem, seltener zwei Stacheln ausgestattet. Die Aussenschicht der Exine ist ganz wie bei Althaea in Stäbchen differenzirt, welche wie dort von einer zarten, fortlaufenden Hülle nach aussen gedeckt werden. Das lässt die Exine bei Aufsicht auch hier feinpunktirt erscheinen. Die Stacheln, so stark wie bei Althaea, sind im unteren Theile etwas bauchförmig angeschwollen; sie sitzen flachen Hügeln der in Stäbchen differenzirten Aussenschicht auf. Von diesen Hügeln, die etwas dickere Stäbchen führen, laufen kammartige Leisten aus, welche mehr oder weniger scharf die Felder auf der Exine von einander scheiden. In concentrirter Schwefelsäure wird die Exine purpurroth, besonders die Innenschicht derselben, doch selbst auch die

1) Im Uebrigen verweise ich wegen Abbildungen und weiterer Einzelheiten der Beschreibung auf mein Zellhautbuch p. 86 ff. und Taf. V; wegen der Vorgänge bei der Pollenschlauchbildung auf meine neuen Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen. 1884. p. 43.

Stacheln. — Von Interesse ist es wohl, zu constatiren, wie verschieden der Bau der Pollenhaut in einer und derselben Pflanzenfamilie bei relativ nahe verwandten Gattungen sein kann. *Convolvulus tricolor* sowohl, als auch *C. arvensis*, die ich untersuchte, haben nur drei Austrittsstellen in der Exine aufzuweisen und diese zeigt eine sehr dünne, homogene Aussenschicht, eine ebensolche, doch stärkere Innenschicht, und eine wesentlich höhere, aus feinen Stäbchen aufgebaute Mittelschicht.

Die Deutung, die ich seinerzeit den entwicklungsgeschichtlichen Vorgängen an der Pollenhaut der Geraniaceen gab,[1]) muss ebenfalls eine entsprechende Umgestaltung erfahren, die sich theilweise schon von selbst aus den hier mitgetheilten Thatsachen ergiebt. Bei Geranium cristatum und G. sanguineum, die ich jetzt wieder untersuchte, ebenso auch bei G. striatum und G. pratense, besteht die fertige Exine aus einer dünnen Haut, der die zu einem Netzwerk angeordneten Stäbchen aufgesetzt sind. Diese Stäbchen zeigen die vielfache Höhe der dünnen Haut der sie entspringen; sie sitzen ihr mit schmalem Grunde an, erweitern sich keulenförmig, verengen im oberen Theile und schwellen schliesslich wieder zu einem Köpfchen an. Dadurch bekommen sie in ihrem oberen Theile die Gestalt von Spielkegeln. Der verengten Stelle unter dem Köpfchen entsprechend, markirt sich in dieser Stäbchenschicht eine Lichtlinie. Die ganze Exine ist cutinisirt und giebt ausgeprägt die Salpetersäure-Ammoniak und die Millon'sche Reaction. Im Aequator des Korns liegen drei papillenartig vorgestülpte Austrittsstellen. Der innere Hauttheil der Exine setzt sich auf dieselben als zarte, nur schwach cutinisirte Membran, ohne Stäbchenaufsatz, fort. Unter dieser zarten Aussenhaut führen die

---

1) l. c. p. 93 ff.

Papillen eine gallertartige Substanz, in welcher Stärkekörner zusammengehäuft liegen. Eine zarte Intine ist im ganzen Umkreis der Kornes entwickelt; an den Austrittsstellen ist sie dicker, sammt dem Cytoplasma des Pollenkorns in die Papillen vorgewölbt, so dass sie zwischen sich und die Exine die stärkeführende Gallertmasse meniskenförmig einzwängt.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die Ausbildung der Stäbchenschicht an der jungen, glatten, polleneigenen Haut noch innerhalb der Specialmutterzellen beginnt. An den drei Austrittsstellen unterbleibt die Stäbchenbildung; diese Austrittsstellen sind auch hier an der Grenze zwischen Bauch- und Rückenfläche des Pollenkorns vertheilt, und entsprechen den drei Kanten desselben. Die Stäbchen wachsen aus der Pollenhaut hervor und reagiren von Anfang an wie cutinisirte Substanzen.[1]) Sie nehmen rasch an Grösse zu, nachdem die Pollenkörner durch Auflösung der Specialmutterzellen frei geworden. Die glatten elliptischen Austrittsstellen bilden jetzt am Pollenkorn Vertiefungen, deren Mitte sich etwas papillenartig verwölbt.[2]) Die Tapetenzellen geben ihre Selbständigkeit auf und wandern zwischen die jungen Pollenkörner ein; diese Einwanderung erfolgt aber erst, nach dem sich die eben geschilderten Differenzirungsvorgänge an der Pollenhaut vollzogen haben. Nachdem der Inhalt des Pollenkorns zugenommen und die Theilung in einen vegetativen und einen generativen Zellkern im Innern erfolgte, werden die Austrittsstellen durch das Cytoplasma vorgewölbt, dann mit gallertartiger Verdickungsmasse angefüllt. Letzterer Vorgang, der an die Bildung der „Zwischenkörper“ bei Onagrarieen anschliesst, drängt das Cytoplasma wieder in das Innere des Korns zurück. In der Substanz der Gallertmassen, die auch hier als Zwischen-

1) Ich gab früher fälschlich l. c. p. 93 an, die Stäbchenschicht werde zunächst, später erst die Innenschicht gebildet.

2) l. c. Taf VI, Fig. 29, 30.

körper bezeichnet werden mögen, dringen nun Körnchen ein und zeigen dort radial ausstrahlende Anordnung.[1]) Ich glaubte früher annehmen zu können, dass die Körnchen aus der Gallerte entstehen, überzeugte mich aber jetzt, dass sie in dieselbe aus dem Cytoplasma einwandern. Man kann deutlich die radialen Reihen erkennen, die bis auf das Cytoplasma führen (Taf. IV, Fig. 73), und die den Strahlen eines Springbrunnens entprechende Anordnung ist eine Folge dieses Einwanderns. Ein ähnliches Eindringen körniger Gebilde in die Verdickungsmassen der „Zwischenkörper" hatten wir auch bei Onagrarieen constatirt. Die Körnchen reagiren zum grössten Theil auf Proteïn, zum kleinsten Theil auf Stärke, sie sind durch feine Plasmastränge innerhalb der einzelnen Reihen verbunden. Dann füllt sich das Pollenkorn ganz mit Plasma an und nachdem dies geschehen, wird um den gesammten Inhalt die zunächst sehr quellbare Intine gebildet. Sie erscheint dicker unter den Austrittspapillen nnd wölbt sich bald in dieselben vor, die Körner nach dem Scheitel zu verdrängend. Von diesen bleiben die Stärkekörner allein zurück, wobei sie noch an Grösse zunehmen. Sie wachsen innerhalb der Papillen jedenfalls auf Kosten der Proteïnkörner, unter welchen Stärkebildner vertreten sein müssen.

Die Innenhaut der Exine sammt ihren Austrittsstellen, so auch die Intine, erscheinen bei Geranium pratense, vornehmlich auch bei G. pyrenaicum, unter Citronenöl schon himmelblau gefärbt. Diese Färbung rührt von dem diese Membrantheile durchtränkenden Oel her. Lässt man zu trockenen Pollenkörnern Carbolsäure fliessen, so wird dieses Oel aus der Membran verdrängt und tritt in Tropfen aus derselben vor. Gleichzeitig entfärbt sich die Membran, nach einiger Zeit auch die hervorgequollenen Oeltropfen.

---

1) l. c. p. 94.

So haben wir denn bei den Geranium-Arten: Neubildung einer polleneigenen Haut, der Exine; Einwanderuug lebendiger Substanz in dieselbe, die, ohne sie wesentlich zu verdicken, ihr eine kräftige Stäbchenlage aufsetzt. Neubildung innerhalb der sich papillenartig verwölbenden Austrittsstellen der Exine einer gallertartigen Substanz, in welche Plasmastränge mit Stärkebildnern weiterhin eindringen. Neubildung einer Intine. Ueber die Bildungsart der innerhalb der Austrittspapillen entstehenden Zwischenkörper geben die Beobachtungen keinen vollen Aufschluss, sie dürften aber, wie bei Onagrarieen, aus der Umwandlung äusserer Plasmalagen hervorgehen. Die Bedeutung derselben scheint darin zu liegen, in der erzeugten Stärke einen Reservestoff für die erste Anlage des Pollenschlauches bereit zu halten. Das Einwandern von Cytoplasma in die Zwischenkörper lässt sich hier in besonders auffälliger Weise verfolgen.

Die reifen Pollenkörner von Cephalaria tatarica besitzen eine relativ dicke Exine mit drei äquatorial vertheilten Austrittsstellen, an welchen diese Exine sehr dünn wird. Ausgenommen an den Austrittsstellen, zeigt die Exine eine continuirliche Aussenschicht von geringer Dicke, und eine wesentlich dickere, stärker das Licht brechende Innenschicht. Zwischen beiden befindet sich eine wesentlich höhere, aus dicht gedrängten Stäbchen aufgebaute Mittelschicht. Der Aussenschicht sitzen ausserdem kurze Stacheln auf. An den Austrittsstellen zeigen sich alle diese Schichten der Exine zu einer homogenen Haut von, wie schon erwähnt, nur geringer Dicke vereinigt. Diese letztere entspricht in ihrem optischen Verhalten der Aussenschicht der angrenzenden Theile. Von aussen ist der Membran der Austrittsstellen je ein Büschel auseinanderstrebender, uach aussen gekrümmter, unregelmässig gestalteter Stacheln von bedeutender Länge aufgesetzt. Die Austrittsstellen sind eingesenkt und da die Aussenschicht der

angrenzenden Theile der Exine scharf nach denselben zu einbiegt, so erscheint jede Austrittsstelle in der Aufsicht von einem homogenen Ringe umfasst. Der gesammte Inhalt des Pollenkorns ist ausserdem von einer zarten Intine umgeben, die wesentlich stärker unter den Austrittstellen erscheint. In letztere hinein wölbt sich das Cytoplasma etwas papillenartig vor. Werden die reifen Pollenkörner in Chloralhydratlösung gelegt, so erfolgt ein Quellen des Inhalts, der einzelne Austrittsstellen sprengt, um nach aussen zu gelangen. Es kommt auch nicht selten vor, dass dieser Inhalt von einer Membran umgeben hervortritt und einen Schlauch bildet, der den Durchmesser des ganzen Korns erreichen kann. Alsdann hat eine gleichmässige Dehnung der Intine an der Austrittsstelle stattgefunden und diese Dehnung einen Schlauch ergeben, der einem Pollenschlauch ähnelt. Ich sah öfters drei solcher Schläuche gleichzeitig an den drei Austrittsstellen hervortreten, einen dieser Schläuche schliesslich an seinem Scheitel platzen und seinen Inhalt entleeren, die anderen zwei Schläuche dann aber unverändert zurückbleiben. — Die Exine des reifen Pollenkornes giebt mit Salpetersäure - Ammoniak und mit Millon's Reagens ausgeprägte Gelb-, respective Rothfärbung. In concentrirter Schwefelsäure wird die Exine, und zwar besonders deren Innenschicht, braun; in Chlorzinkjodlösung wird die Exine gelbbraun; so auch die im Büschel an der Austrittsstelle inserirten Stacheln.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die Exine innerhalb der Specialmutterzelle als zarte polleneigene Haut angelegt wird, an welcher die drei äquatorial vertheilten Austrittsstellen sofort sich durch höhere Quellbarkeit markiren. Noch vor Auflösung der Specialmutterzellwände wird eine Sonderung der Exine in eine äusserst zarte Aussen- und Innenschicht und die stäbchenförmige Mittelschicht bemerkbar. Die Stäbchen der Mittelschicht treten vereinzelt, in weit grösseren Ab-

ständen als später auf; durch ihr Auftreten erhält die Exine in der Aufsicht ein punktirtes Aussehen. Sobald die Differenzirung der Schichten der Exine begonnen hat, fängt dieselbe auch an, *die Reactionen cutinisirter Membranen zu geben* und die Bräunung in Schwefelsäure zu zeigen. An den quellbaren Austrittsstellen unterbleibt eine Differenzirung der Exine. Sind die jungen Pollenkörner aus den Specialmutterzellen befreit worden, so beginnt die Exine bedeutend in *die Fläche und in die Dicke zu wachsen, was nur durch* Einwanderung von Substanz in dieselbe geschehen kann. So nehmen Aussenschicht und Innenschicht bedeutend an Stärke zu, während die Stäbchen der Mittelschicht höher und zahlreicher werden. Die Intensität der Salpetersäure-Ammoniak- *und der Millon'schen Reaction, sowie der Bräunung* in Schwefelsäure wächst mit fortschreitender Entwicklung. Die Pollenkörner haben noch nicht die Hälfte ihres definitiven Durchmessers erreicht, wenn die kurzen Stacheln an ihrer Oberfläche hervorzutreten beginnen. Es fällt das mit *der Zeit zusammen, in welcher die Tapetenzellen ihre* Selbständigkeit aufgeben und als Plasmodium zwischen die Pollenkörner einwandern, hat aber mit der Thätigkeit dieses Plasmodiums thatsächlich nichts zu thun. Zugleich mit den kurzen Stacheln der übrigen Exine beginnen auch die weit längeren, *flexilen, sich aus der Membran der Austrittsstellen zu erheben.* Es ist klar, dass es eine die Membran durchwandernde Substanz ist, welche diese Gebilde erzeugt; an den Austrittsstellen ist dies fast direct zu verfolgen. Nachdem alle Theile angelegt sind und das Pollenkorn eigentlich schon den Habitus *des fertigen Zustandes besitzt, erfolgt noch ein Wachsthum,* das zur Verdoppelung des ganzen Durchmessers führt, was eben auch nur mit Hülfe der so vielfach schon erwiesenen Stoffeinwanderung in die Zellhaut möglich ist. Noch vor der vollen Reife bildet das Korn alsdann seine Intine aus.

Bei Cephalaria tritt somit, wie in andern Fällen, die Exine als zarte, polleneigene Haut durch Neubildung auf und wird weiter, die Austrittsstellen ausgenommen, durch Einwanderung lebendiger Substanz in ihrem Innern ausgestaltet. Da die innere Differenzirung sehr früh hier vollzogen wird, und ein anhaltendes Flächen- und Dickenwachsthum auf dieselbe noch folgt, so ist der Fall besonders instructiv; sehr instructiv auch der Umstand, dass die Zahl der Stäbchen der *Mittelschicht während dieses Wachsthums zunimmt.* Das Vortreten der Stacheln an der Exine wird hier ebenfalls durch ihr spätes Auftreten sehr belehrend und der Fall in jeder Weise geeignet, die Ergebnisse der vorausgehenden Untersuchungen zu bekräftigen. Die Intine tritt zuletzt als Neubildung an dem fast fertigen Korne auf.

Mit der eben geschilderten Entwicklungsgeschichte stimmt diejenige von Scabiosa caucasica überein, so dass meine älteren Angaben[1]) an den entsprechenden Punkten zu berichtigen sind. Die Pollenkörner von Scabiosa caucasica sind dreieckiger als diejenigen von Cephalaria tatarica. Im Wesentlichen unterscheidet sich die Exine der ersteren von derjenigen der letzteren nur dadurch, dass sie viel feinere, fast nadelförmige und demgemäss zahlreichere Stäbchen in der Mittelschicht führt. Im Uebrigen sind meine älteren Bilder[2]) zu vergleichen und können dieselben auch zur Illustration der Schilderung von Cephalaria dienen.

Schon in meiner früheren Publication[3]) hatte ich daranf hingewiesen, wie instructiv die erste Anlage der Haut am Pollen von Cucurbita sei. Es hebt sich in der That, das

1) l. c. p. 100.

2) Taf. VII, Fig. 66—71.

3) l. c. p. 102. Die Figuren für Cucurbita sind dort Taf. VII, Fig. 72—84 zu *vergleichen. In den Figuren 79—81 müsste der Deckel* bereits, ähnlich wie in Fig. 82, seitlich abgegrenzt sein.

haben auch meine jetzt wiederholten Untersuchungen an Cucurbita Pepo ergeben, bei Contraction des Polleninhalts die junge Haut von dem Cytoplasma ab, da sie noch deutlich aus unterscheidbaren Dermatosomen gebildet wird. Sie besitzt alsdann durchaus den Bau einer Zellplatte, erscheint wie jene aus einer einfachen Schicht dicht an einander gereihter Stäbchen aufgebaut. Ich gebe hier nochmals das Bild einer solchen werdenden Haut bei stärkerer Vergrösserung, als es früher geschehen, wieder (Taf. IV, Fig. 74). *Auf dem nächst älteren Stadium ist die Körnelung verschwunden und die Haut homogen, glashell, durchsichtig.* Noch innerhalb der Specialmutterzellwände beginnen sich von der Oberfläche dieser Haut, der Exine, kleine Stacheln zu erheben. Solche Entwicklungszustände mit Chlorzinkjodlösung behandelt, *geben ausserordentlich instructive Bilder. Es dehnt* sich nämlich die junge Exine unter dem Einfluss des Reagens zu einer Blase aus, die sich auch von dem Inhalte abhebt. Sie wird von der Chlorzinkjodlösung nicht gefärbt, ebenso wenig als es gelingen wollte, sie zuvor schon, noch vor Beginn der Stachelbildung, zu *tingiren. Die Stachelanlagen* werden hingegen braun und sitzen als braune Höcker der farblosen, dünnen Haut auf. Es ist klar, dass es nicht dieselbe Substanz, aus welcher die dünne Haut besteht, sein kann, welche diese Stacheln bildet, sie gehen eben aus Substanzmassen hervor, welche in die Zellhaut einwandern, um auf deren Aussenseite die Stacheln zu gestalten. Noch innerhalb der Specialmutterzellen sind die runden, stark quellbaren Austrittsstellen an der Pollenhaut kenntlich. Nach der Befreiung der jungen Pollenkörner nimmt die Exine rasch an Dicke, die ihr aufsitzenden Stacheln an Höhe zu. Zunächst erscheinen die Stacheln im Innern schwach lichtbrechend, fast wie hohl, werden allmählich aber dichter und stärker lichtbrechend. Während der Dickenzunahme

der Exine markiren sich auch schärfer die Austrittsstellen an derselben. Sie sind, meist sieben bis acht an der Zahl, über die ganze Oberfläche des Kornes gleichmässig vertheilt, somit nicht auf den Aequator beschränkt. Die Austrittsstellen sind kreisförmig umschrieben, sie nehmen in Chlorzinkjodlösung einen nur schwach gelblichen Ton an, während die übrige Exine sich gelb, auf späteren Zuständen gelbbraun färbt. Auch kann man in Chlorzinkjodlösung, in concentrirter Schwefelsäure, ja selbst in Wasser, eine deutlich radiale Streifung in der Substauz der Austrittsstellen erkennen. Die Substanz der Austrittsstelle ist scharf gegen diejenige der übrigen Exine abgesetzt, und zwar erscheint sie, weil sie nach dem Innern des Pollenkorns zu an Durchmesser etwas zunimmt, der übrigen Pollenhaut wie eingekeilt. Auch die Austrittsstellen tragen Stacheln, oft mehrere, meist aber nur einen in der Mitte. Erst auf relativ späten Entwicklungszuständen, nachdem die Stacheln im Wesentlichen fertiggestellt worden sind, beginnt sich zwischen denselben aus der Oberfläche der Exine eine Stäbchenschicht zu erheben. Diese Stäbchenschicht erlangt nur unbedeutende Höhe und wird von dünnen und kurzen, gleich hohen, feinen, dicht gedrängten Fortsätzen gebildet. Diese Stäbchen endigen frei, sind seitlich von einander getrennt und verleihen der Oberfläche der Exine ein feinpunktirtes Aussehen. — Die Tapetenzellen wandern zwischen die Pollenkörner ein, nachdem die Stacheln etwa die halbe Ausbildung erlangt haben. Die jungen Stacheln zeigen sich hier wie bei Malva noch vor dem Einwandern der Tapetenzellen von kleinen Körnchen bedeckt, die aus der Substanz der aufgelösten Specialmutterzellwände hervorzugehen scheinen. Nach dem Einwandern der Tapetenzellen füllen sich die jungen Körner mit Inhalt allmählich an und bilden alsbald auch eine zarte Intine, die nur unter den Austrittsstellen stärker verdickt wird. Hierauf

folgt eine bedeutende Grössenzunahme des Korns nnd während dieser die Ablösung der Austrittsstellen von den umgebenden, wie schon erwähnt, scharf abgesetzten Hauttheilen. Die Austrittsstellen werden auf diese Weise zu den für Cucurbita charakteristischen Deckeln.

Die Exine giebt, von dem Augenblicke beginnender Verdickung an, deutlich die Salpetersäure-Ammoniak- und die Millon'sche Reaction. In concentrirter Schwefelsäure wird sie, die Stacheln ausgenommen, bräunlich, später braun, am reifen Korn rothbraun, während der entleerte Inhalt sich intensiv carminroth färbt. Aus der Haut treten bei Beginn der Einwirkung blassgrüne Oeltropfen hervor.

Bei ihrer Anlage in den Specialmutterzellen messen die Pollenkörner nur etwa 0,042 mm im Durchmesser. Auf dem Stadium, in welchem die Exine in allen Theilen die volle Differenzirung bereits erlangt hat, und die Intine angelegt wird, besitzen die Pollenkörner einen Durchmesser von ca. 0,075 mm. Von da an wachsen sie noch, um die Grösse des Reifezustandes zu erlangen, bis auf einen Durchmesser 0,17 mm an. Dieser enorme Flächenzuwachs der bereits differenzirten Haut, der auch noch mit einer Dickenzunahme derselben verbunden ist, kann auch hier nur mit Hilfe bedeutender Substanzzufuhr sich vollziehen. Diese Zufuhr zur Exine wird auch durch das Auftreten der zarten Intine nicht gehindert.

Das oft abgebildete und beschriebene[1]) Pollenkorn von Cobaea scandens besitzt eine zierliche, in sechseckige Felder getheilte Haut. Die Felder werden umgrenzt vor Leisten, die aus Stäbchen bestehen, welche am oberen Rande mit einander verschmolzen sind. Eine mittlere Einstellung der Leisten lässt die Stäbchen in denselben perlartig an

1) Vgl. Schacht, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 122, dort die ältere Litteratur.

einander gereiht erscheinen (Taf. III, Fig. 37). Mit dem unteren Ende sind die Stäbchen einer ziemlich dicken Membranschicht inserirt. Jedes dritte Feld hat eine runde Austrittsstelle (Fig. 37 oben) aufzuweisen. Den Feldern haften nach aussen kleine Körnchen an und geben denselben ein unregelmässig punktirtes Aussehen (Fig. 37). Wie feine Querschnitte (Taf. III, Fig. 36) lehren, ragt das Cytoplasma des Korns papillenartig in die Austrittsstellen vor. Die Austrittsstellen sind durch eine nur sehr dünne, feinkörnig erscheinende Exine geschlossen; die vorspringende Papille wird aber von einer starken Intine umkleidet. Das Studium der Querschnitte führte mich zu der Ueberzeugung, dass hier, ähnlich wie etwa bei Oenothera, die Intine nicht das ganze Korn umgiebt, vielmehr nur nnter den Austrittsstellen ausgebildet wird. Sie keilt sich an ihren Rändern aus und setzt mit denselben an die Exine an (Fig. 36). Daher kommt es denn auch, dass es beim Zerdrücken in Alcohol gehärteter Pollenkörner nicht gelingt, den Inhalt sammt Intine zu befreien. Immer nur erblickt man nackte Papillen, während die Intinescheiben an der Pollenhaut haften bleiben. Dieses Verhalten veranlasste mich früher, überhaupt das Vorhandensein einer Intine für Cobaea-Pollen in Abrede zu stellen und dieselbe mit zur Exine zu rechnen.[1]) Das Bild (Fig. 36) klärt uns über den wahren Sachverhalt auf.

In concentrirter Schwefelsäure färbt sich der membranartige Theil der Exine intensiv bräunlich-gelb, während die Leisten weit heller bleiben. Aehnlich ist es nur der membranartige Theil der Exine, an dem man deutlich Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak und Rothfärbung mit Millon's Reagens erhält, während die Leisten sich nicht färben. Mit

1) Ich gab l. c. p. 108 an: die Membran der Austrittsstellen setzt sich an ihrem Rande in die inneren Theile der Exine fort.

Chlorzinkjodlösung erfolgt eine rothbraune Färbung der ganzen Exine, doch vornehmlich wieder des membranartigen Theils; die Intine verquillt, ohne sich violett färben zu lassen.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt,[1]) dass das Pollenkorn sich innerhalb der Specialmutterzelle mit einer äusserst zarten, zunächst glatten, eigenen Haut umgiebt. Ist diese angelegt, so nimmt der Inhalt des Pollenkorns ein araeolirtes Aussehen an, indem die Körnchen in der Peripherie desselben sich zu einem polygonen Netzwerk anordnen (Taf. III. Fig. 31). Die Maschen dieses Netzwerks werden von je einer Vacuole eingenommen. Es ist das dieselbe Anordnung, wie sie Leitgeb etwa in den Sporenmutterzellen und Sporen von Corsinia marchantioides beschrieben und abgebildet hat.[2]) Die Oberfläche des Korns erhält den Maschen des Netzes entsprechende Einsenkungen, und diesen folgt auch die junge Haut. Sofort beginnen an letzterer an den vorspringenden Kanten, welche somit über dem Körnerstreifen liegen, sich Leisten zu erheben (Fig. 32). Die Leisten nehmen rasch an Höhe zu, während die Hauttheile zwischen denselben sich glätten (Fig. 33a). Die sich erhebenden Leisten sind zunächst solid, das heisst es wird zunächst ihr oberer, zusammenhängender Rand gebildet. Derselbe hat aber nur geringe Höhe erreicht, wenn sich unter demselben die einzelnen Stäbcheu zu markiren beginnen (Fig. 33a). Die Leisten werden somit gewissermaassen aus der Innenschicht der Exine herausgeschoben. Das Material zu ihrer Anlage kann nur aus dem Innern des Pollenkorns stammen, die umgebenden körnigen Stoffe dürften hingegen nur zur Ernährung der im Innern des Pollenkorns befindlichen, respective in die Pollenhaut eingewanderten lebendigen Substanz dienen. Diese umgebenden

1) l. c. p. 106. Dort auch die Litteratur.

2) Ueber Bau und Entwickl ung der Sporenhäute. p. 28.

körnigen Stoffe sind zum Theil das Product der desorganisirten Specialmutterzellen, vor Allem aber aus den Tapetenzellen eingewandertes Cytoplasma. Zwar geben hier die Tapetenzellen erst relativ spät ihre ganze Selbständigkeit auf, doch kann man constatiren, dass frühzeitig schon aus denselben Cytoplasma zwichen die jungen Pollenkörner eindringt. So erscheint denn schon auf dem Stadium der Fig. 33, Taf. III, das junge Korn von körnigen Stoffen dicht umlagert. Unter diesen Stoffen sind auch winzige Stärkekörnchen vertreten, welche den Leisten besonders fest anhaften. In Fig. 34 habe ich einen Theil der Pollenoberfläche, nebst den angrenzenden körnigen Stoffen, dargestellt. Mit dem Augenblick, wo die Bildung der Stäbchen in den Leisten begonnen hat, zeigen letztere, bei entsprechender Einstellung, eine perlschnurförmige Structur (Fig. 33b). Ist aber erst dieser Zustand erreicht, so bedarf es nur einer weiteren Ausbildung desselben, um zu dem fertigen Bau zu gelangen. Die Fig. 35 führt uns ein mittleres Stadium auf diesem Wege vor. Die Leisten erreichen schon an relativ sehr kleinen Pollenkörnern eine nicht unbedeutende Höhe. Bei seiner Anlage zeigt das Pollenkorn einen Durchmesser von ca. 0,033 mm; an Pollenkörnern von etwa 0,06 mm Durchmesser sind die Leisten fast 0,008 mm hoch. Im fertigen Zustande haben sie nur etwa die anderthalbfache Höhe aufzuweisen; dabei wächst das Pollenkorn zu dem bedeutenden Durchmesser von 0,12 mm an. Bei dieser bedeutenden Grössenzunahme des Pollenkorns müssen die Stäbchen der Leisten, der sie verbindende Aussenrand, sowie die zusammenhängende Innenschicht, entsprechend ernährt werden, um der Flächenausdehnung des Pollenkorns zu folgen und die definitive Stärke in den einzelnen Theilen zu erlangen. Kurz vor der Reife werden unter den Austrittsstellen die Intine-Scheiben angelegt und bald wölbt sich das

Cytoplasma, von der Intine umgeben, in die Austrittsstellen vor, die Exine derselben ausdehnend.

Wille giebt bereits an,[1]) dass bei den Ericineen, deren Pollenkörner in Tetraden zusammenhängen, die Exine als polleneigene Haut gebildet wird. Er lässt sie auf der später freien Aussenfläche der Pollenkörner getrennt, an den Scheidewänden hingegen in Contact mit den Specialmutterzellwänden entstehen. Die Möglichkeit eines Verwachsens der jüngeren Membran mit den älteren Scheidewänden lässt sich nach Wille etwa so denken, „dass die Micellen der neuen Membran den Micellen der alten Membran so nahe kommen, dass die Attractionskraft zwischen ihnen sich geltend machen kann, so dass die Micellen in den beiden Membranen in dasselbe Verhältniss zu einander treten, als wenn sie zur selben Membranbildung gehörten, und dass nun auch Micellen zwischen ihnen abgelagert werden.“[2])

Ich habe frisches wie auch Alcohol-Material von Erica Tetralix untersucht und zunächst constatirt, dass die Scheidewände der Tetrade äusserst dünn bleiben (Taf. IV, Fig. 70). Alsdann erfolgt die Bildung der polleneigenen Haut, der Exine, um das ganze Pollenkorn und zwar an dessen Rückenflächen sowohl wie an dessen Bauchflächen in Contact mit den Specialmutterzellwänden. An der Rückenfläche ist es aber leicht, bei Anwendung wasserentziehender Mittel die junge Exine von der Specialmutterzellwand zu trennen, während die Haut an den Scheidewänden festhaftet. Letzteres mag damit zusammenhängen, dass die Bildung der polleneigenen Häute sehr rasch auf die Anlage dieser Scheidewände folgt. Dieselben mögen zu den jungen Scheidewänden in ein ähnliches Verhältniss treten, wie in anderen Fällen eine neu gebildete Membranlamelle zu der Zellhaut, die sie zu verdicken

1) l. c. p. 35 ff.
2) l. c. p. 38.

hat. Die Exine nimmt nun im ganzen Umfang der einzelnen Pollenkörner an Dicke zu und beginnt zugleich die Reactionen cutinisirter Membranen zu geben. Währenddem wird die Aussenwand der Tetrade, die Mutterzellwand, gelöst (Fig. 71), hingegen nicht die zwischen den Pollenwänden befindlichen Scheidewände, welche vielmehr wie diese selbst, cutinisiren. Auf Grund unserer sonstigen Erfahrungen können wir annehmen, dass auch hier lebendige Substanz es ist, die in Exine und Scheidewände eindringt, um dieselben so zu verändern. Die Scheidewände nehmen hierbei nur unwesentlich an Dicke zu. Von der Cutinisirung werden an der Exine einzelne Streifen der Rückenfläche ausgeschlossen, welche unter rechtem Winkel auf die Scheidewände stossen und sich nach denselben zu erweitern. Diese Streifen treffen in den benachbarten Pollenzellen gradlinig auf einander (Taf. IV, Fig. 72) und stellen so einheitliche Gebilde vor, die in Sechszahl gleichmässig an der Tetrade vertheilt sind. Die Cutinisirung der seitenständigen Pollenwände und der Scheidewände unterbleibt bis zur geringen Tiefe an den Stellen wo dieselben von den Streifen geschnitten werden. Um die Austrittsstellen herum zeigt sich die Exine etwas verdickt. Die Intine, welche diese Pollenkörner kurz vor der Reife erhalten, zeigt sich unter den Austrittsstellen verdickt. Bei Anwendung concentrirter Schwefelsäure nehmen die cutinisirten Theile der Exine reifer Tetraden bräunlich rothe Färbung an. Es ist bei dieser Einwirkung leicht die cutinisirte Haut um die einzelnen Körner zu verfolgen und zu constatiren, dass diese Häute an den Bauchflächen sehr dicht zusammenschliessen, die Scheidewände nur sehr dünne Trennungslinien zwischen denselben bilden. Es gelingt weder durch Druck, noch auf anderem Wege die einzelnen Pollenkörner von einander zu trennen, und zwar ebensowenig auf jüngeren Entwicklungsstadien wie auch im fertigen Zustande. Die Fähigkeit der braunrothen

Färbung in concentrirter Schwefelsäure erlangen die Pollenhäute allmählich, während ihrer Entwicklung.

Bei Epipactis palustris soll nach Wille[1]) die Entwicklung der Tetraden in derselben Weise wie bei den Ericineen ablaufen. Das ist in der That der Fall. Die Scheidewände, die bei der Theilung der Pollenmutterzellen gebildet werden, sind auch hier sehr dünn, doch, zum Unterschied von Erica, an der Ansatzstelle verdickt. Die polleneigenen Wände werden im ganzen Umfang der jungen Pollenzellen angelegt und haften auch hier fest den Scheidewänden an. In Folge dessen, dass die Randverdickungen der Scheidewände, zugleich mit der Aussenwandung der Tetrade gelöst werden, klaffen die Pollenkörner von Anfang an nach aussen etwas auseinander. Die Rückenfläche der Körner erhält ein vorspringendes Netzwerk, dessen Ausbildung noch innerhalb der Specialmutterzellwand beginnt. Auch hier entsteht dieses Netzwerk durch Ausbildung vorspringender, unter einander entsprechend verbundener, am Aussenrande etwas angeschwollener Leisten. Die Leisten sitzen einer homogenen, dünnen Haut auf. In der Mitte jeder Rückenfläche unterbleibt aber die Ausbildung der Leisten, dort befindet sich die Austrittstelle. Die so entwickelte Exine ist im ganzen Umkreis der Körner cutinisirt, am schwächsten an den Austrittsstellen. Eine zarte Intine ist nachzuweisen, die sich unter den Austrittsstellen etwas stärker ausgebildet zeigt. Es lässt sich deren Existenz am besten in concentrirter Schwefelsäure nachweisen, in welcher sie zunächst stark quillt. Sie wird besonders deutlich an Körnern, welche von ihr umgeben, aus der Exine hervorgetreten sind. In Schwefelsäure fällt auch die äusserst geringe Dicke der erhalten gebliebenen Scheidewände zwischen den Pollenkörnern auf, es

---

1) l. c. p. 39.

kommt hier gelegentlich vor, dass durch das Reagens zelne Pollenkörner aus dem Verbande der Tetrade losge werden.

Bei Orchis maculata werden, wie auch Wille ric hervorhebt,[1]) polleneigene Häute überhaupt nicht angel Die Entwicklung hört mit Ausbildung der Tetradensche wände auf. Die Oberfläche einer jeden Massula, die e gemeinschaftlichen Urmutterzelle den Ursprung verdankt zahlreiche Tetraden in sich schliesst, erscheint von ei cutinisirten, engmaschigen Netzwerk von Leisten bede Diese Urmutterzellen sind durch Auflösung der Mit schichten der sie trennenden starken Wände befreit worde worauf das Leistenwerk an ihrer Oberfläche mit Hilfe Substanzen entstand, die aus den peripherischen Zelle die Membran einwanderten. In der reifen Massula tren sich die einzelnen Tetraden, deren Elemente übrigens n durchaus tetraëdrische, sondern verschiedene Anordnung zei können, durch Auflösung der Mittellamellen leicht von ander, und die nicbt cutinisirten, mit Chlorzinkjodlös schön blau zu färbenden Specialmutterzellwände wach direct in Pollenschläuche aus.

Richtig ist auch die Angabe von Wille,[3]) dass es Asclepias überhaupt nicht zur Theilung der Pollenmut zellen kommt. Bei Asclepias syriaca findet man einzige Fach jeder Antherenhälfte mit einer Reihe radial streckter, grosser, inhaltsreicher Zellen, Urmutterzellen Pollens, erfüllt. Diese Zellen theilen sich hierauf der Qu und zwar die längsten, in der Mitte des Fachs gelegenen etwa vier Zellen, die den beiden Rändern genäherten in niger Zellen, eventuell überhaupt nicht. Diese Zellen

1) l. c. p. 40.
2) Vgl. auch mein Zellhautbuch p. 113.
3) l. c. p. 41.

sprechen den Pollenmutterzellen anderer Objecte, theilen sich aber nicht mehr. Das ganze Pollinium erhält eine starke, cutinisirte Haut und auch die Mittelschichten zwischen den Pollenmutterzellen widerstehen der concentrirten Schwefelsäure. Der Inhalt einer jeden Pollenmutterzelle zeigt sich aber noch von einer nicht cutinisirten, farblosen, in ihrem Verhalten einer Intine entsprechenden Membran umgeben.

Es ist neuerdings von Wille[1]) die Behauptung aufgestellt worden, dass zahlreiche Pollenkörner der Angiospermen ihre Haut nicht als eigene Membran ausbilden, sie vielmehr aus der innersten Membranlamelle der Specialmutterzelle differenziren.[2]) Wille führt eine ganze Anzahl von Pflanzen an, welche dieses Verhalten zeigen sollen, und kommt zu dem Resultate, selbst nahe verwandte Species könnten sich in dieser Beziehung verschieden verhalten. Eine Pflanze wird von Wille zunächst besonders behandelt, weil sie von der gewohnten Bildung einer polleneigenen Haut zu derjenigen aus der Innenlamelle der Specialmutterzelle hinüberleiten soll: diese Pflanze ist Symphytum officinale. Wille giebt an,[2]) dass junge Pollenzellen, die durch mechanischen Druck oder durch Wasseraufnahme aus der Tetrade befreit werden, von einer dünnen, doch an zwei Stellen oft stark verdickten Membran, welche die eigentliche Pollenhaut deckt,

1) Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachsthum der Membranen durch Intussusception. 1886. p. 30.

2) l. c. p. 28.

3) Wille hat, was ihm unbekannt geblieben, in dieser Auffassung schon Juranyi als Vorgänger gehabt, der sogar noch weiter ging und behauptete, dass alle Blüthenpflanzen ihre Pollenhaut aus der innersten Schicht der Mutterzellwand erzeugen. Bot. Ztg. 1882. Sp. 839, 840.

umgeben sind. Diese äussere Membran wird in Wasser bald abgesprengt, sie entspricht der Innenschicht der Specialmutterzellen. Wäre hier, meint Wille, die Bildung der inneren Membran ganz unterblieben und hätte sich die äussere zur Exine und Intine umgebildet, so hätten wir den zweiten Typus der Pollenhautbildung vor uns. — Ich kann die Angaben von Wille, soweit sie das Thatsächliche der Erscheinung bei Symphytum officinale betreffen, auf Grund meiner Untersuchungen, bestätigen. Die jungen Pollenkörner können in Wirklichkeit, sammt der Innenschicht der Specialmutterzelle, aus den Tetraden befreit werden. Diese Erscheinung bei Symphytum officinale hängt, wie ich feststellen konnte, damit zusammen, dass im natürlichen Verlauf der Entwicklung die Tetradenwände, ausgenommen eben jene resistentere Innenschicht, aufgelöst werden, bevor noch die Pollenkörner sich mit einer eigenen Haut umkleidet haben. Erst nachdem letzteres geschehen, werden auch diese Innenschichten der Specialmutterzellen aufgelöst. Die Innenschicht der Specialmutterzellen erscheint im optischen Durchschnitt an zwei gegenüberliegenden Stellen stärker verdickt; thatsächlich umläuft die verdickte Stelle das ganze Pollenkorn und entspricht dem Aequator desselben, d. h. der Zone, die an der Grenze von Bauch- und Rückenfläche liegt. Dieser verdickten Zone der Innenschicht der Specialmutterzelle gemäss, entwickelt das Pollenkorn seine äquatorial, zu einem Ringe, angeordneten Austrittsstellen. Die verdickte Zone der Innenschicht der Specialmutterzelle erscheint im optischen Durchschnitt, bei horizontaler Lage, schwach festonirt, und zwar correspondiren die etwas vorspringenden Stellen derselben mit den etwas einspringenden Austrittsstellen an der Pollenhaut. Das junge Pollenkorn ist an den Polen abgeflacht und sinkt dort an Alcohol-Material noch stärker ein; während seiner weiteren Entwicklung erfährt es aber gerade in Richtung der

Pole eine bedeutende Streckung, so dass das ellipsoidische Korn in dieser Richtung seine grösste Achse zeigt. — Sehr häufig wurden in dem von mir untersuchten Material von Symphytum officinale mehr als vier Pollenzellen in einer Mutterzelle gebildet.

Die Entstehung der Pollenhaut aus der Innenschicht der Specialmutterzellen illustrirt Wille im Besonderen an Ficaria ranunculoides und an einer Weigelia. Ich untersuchte Weigelia amabilis Thunb. des hiesigen botanischen Gartens, an frischem sowohl, als auch an Alcohol-Material. Die reifen Pollenkörner der Weigelia zeigen drei vorspringende Austrittsstellen und sind an der Oberfläche mit kleinen, ungleich langen Stacheln besetzt. Die drei Austrittsstellen liegen im Aequator des Pollenkorns, also wiederum innerhalb jener Zone vertheilt, welche in der Tetrade die nach aussen gelegene Rückenfläche, von der nach innen zu gelegenen Bauchfläche am Pollenkorn scheidet. Die Entwicklungsgeschichte ist am besten au Alcohol-Material zu verfolgen, wurde übrigens an frischem Material dauernd controlirt. Das Alcohol-Material kam in verdünntem, schwach mit Congoroth tingirtem Glycerin zur Beobachtung. An so hergestellten Präparaten, den entsprechenden Entwicklungszustand vorausgesetzt, kann man sich auf das Bestimmteste überzeugen, dass auch hier die Pollenhaut als eigene Haut, neu aus der Hautschicht des Pollenkorns, und nicht durch Metamorphose aus der Innenschicht der Specialmutterzellwandung hervorgeht. In der That liegt diese Haut bei ihrer Entstehung der Specialmutterzellhaut dicht an, ist aber von ihr sofort in ihrer Structur verschieden und färbt sich intensiv mit Congoroth, während die gequollenen Specialmutterzellwände sich gleichzeitig nur schwach rosa tingiren. Drückt man aus frischem Material auf Entwicklungszuständen, welche die erste Anlage der Pollenhaut enthalten, die jungen Pollen-

körner in das umgebende Wasser heraus, so zeigen sich die Specialmutterzellen mit ganz derselben Innenschicht, wie vor Anlage der Pollenhäute begrenzt. Was schlechterdings jede Möglichkeit einer Entstehung der Pollenhaut an der Innenschicht der Specialmutterzelle ausschliesst, ist endlich die an Alcohol-Material leicht klarzustellende Entwicklungsgeschichte der Austrittsstelleu in dieser Haut. Die entstehende Pollenhaut ist nämlich an jenen Stellen stark quellbar und so markiren sich dieselben als linsenförmige helle Körper bereits zu einer Zeit, da die übrige Haut noch unmessbar dünn und kaum unterscheidbar ist. Auf einem etwas späteren Entwicklungszustand giebt das Bilder, die unserer Fig. 16, Taf. III entsprechen, einer Figur, die freilich kaum Aehnlichkeit mit den von Wille veröffentlichteu[1]) Abbildungen zeigt. Nach Anlage der polleneigenen Haut werden die Wände der Tetrade langsam aufgelöst. Noch bevor diese Auflösung vollendet ist, beginnt die Bildung der Stacheln aus der Aussenfläche der Exine. An deren Bildung kann somit auch hier Periplasma nicht betheiligt sein. Die Austrittsstellen bleiben quellbar und reagiren von Anfang an und dauernd anders als die sofort mit den Eigenschaften einer cutinisirten Haut auftretende, übrige Pollenhaut. Um die Austrittsstellen ist die angrenzende Haut etwas stärker verdickt, die linsenförmigen Austrittsstellen gewissermaassen einfassend. Das Bild des jungen Pollenkorns, bald nach dessen Befreiung aus der Tetrade, zeigt sich dann etwa unserer Figur 17 gleich. Noch vor der vollen Reife entsteht, in dichtem Anschluss an die Exine, die Intine. Dieselbe wird unter den Austrittsstellen stärker verdickt, und dort gelingt es auch am leichtesten, sich von ihrer Blaufärbung durch Chlorzinkjodlösung zu überzeugen. Die Substanz der Austrittsstellen der Exine wird schliesslich körnig.

---

1) l. c. Taf. II, Fig. 43 und 44.

Die Exine giebt, die Austrittsstellen ausgenommen, deutliche Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak; von concentrirter Schwefelsäure wird sie gelb gefärbt. Auffallend ist die Ansammlung von Stärkekörnern unter den Austrittsstellen an dem reifen Pollenkorn.

Wille führt[1]) eine ganze Liste von Pflanzen an, welche die Entstehung der Pollenhaut aus der Innenschicht der Specialmutterzelle zeigen sollen. Ich sah mich veranlasst, eine Anzahl dieser Pflanzen nachzuuntersuchen.

Bei Veratrum album geht die Pollenhaut deutlich aus der Hautschicht der Pollenzelle hervor und ist an Alcohol-Material von der Inneuschicht der Specialmutterzelle, die wir weiterhin kurz als Grenzhäutchen bezeichnen wollen, meist abgehoben. Sie schlägt Falten und ist es daher leicht festzustellen, dass dieses Grenzhäutchen nach Anlage der Pollenhaut noch unverändert vorhanden ist.

Bei Inula Helenium könnte man im ersten Augenblick in der That glauben, dass das stark lichtbrechende, relativ dicke Grenzhäutchen der Specialmutterzellen die Pollenhaut bildet. Die junge Pollenhaut ist nämlich diesem Grenzhäutchen dicht angeschmiegt und zeigt sich das Grenzhäutchen auch wesentlich resistenter gegen Wasser, als die übrigen Theile der Specialmutterzellwand, so dass man Zustände findet, in welchen die letztgenannten Theile verquollen sind, die Grenzhäutchen aber bestehen. Dass aber dennoch auch hier die Pollenhaut als eigene Haut um das Pollenkorn gebildet wird, davon überzeugt man sich stets sicher an solchen Tetraden, in welchen die Specialmutterzelle und die junge Pollenhaut geplatzt sind und das Pollenkorn seinen Inhalt entleerte. Da hat sich, namentlich nach längerer Einwirkung des Wassers, die zarte Pollenhaut von dem als solches fort-

1) l. c. p. 32.

bestehenden Grenzhäutchen abgehoben und beide sind neben einander zu sehen.[1]) Die junge Pollenhaut ist von Anfang an dichter als das Grenzhäutchen und wesentlich dünner. Noch innerhalb der Specialmutterzellen beginnen sich kleine Stacheln von der zarten Pollenhaut zu erheben. Chlorzinkjodlösung färbt die sich bildenden Stacheln deutlich braun, während eine bestimmte Färbung der so jungen Pollenhaut nicht zu erreichen ist. Sobald sie an Dicke zugenommen, wird auch die Pollenhaut ausgeprägt braun tingirt.

Bei Valeriana officinalis (Wille hat Valeriana dioica untersucht) gilt es meist lange zu suchen, bis dass man den richtigen Entwicklungszustand, der jedenfalls rasch durchlaufen wird, trifft. Man zerdrückt einfach, um die entsprechenden Präparate zu erhalten, die jungen Blüthenknospen in Wassertropfen des Objectträgers. Hat man den erwünschten Entwicklungszustand erlangt, so sieht man junge, von einer ganz zarten Haut umkleidete Pollenkörner aus den platzenden Specialmutterzellen stellenweise hervortreten. Innerhalb der Tetrade ist die Pollenhaut von dem Grenzhäutchen nicht zu unterscheiden; nach Austritt des Pollenkorns beide deutlich als verschieden zu erkennen. In etwas älteren Antheren sind die Specialmutterzellen naturgemäss verquollen und die jungen Pollenkörner so frei geworden.

Bei Campanula Rapunculus sieht es bei in Wasser untersuchten frischen Objecten durchaus so aus, als wenn die Grenzhäutchen zur Pollenhaut würden. Dass dieses jedoch nicht der Fall, das lehren bereits entsprechend reife Tetraden, welche in Wasser quellend die jungen Pollenkörner entleeren und das unveränderte Grenzhäutchen zeigen. Zuvor war die zarte Pollenhaut dem Grenzhäutchen so fest angedrückt, dass eine Unterscheidung beider, selbst bei stärkster Ver-

1) Ganz ähnlich wie in der Figur 50, Taf. IV, bei Lamium.

grösserung, nicht möglich erschien. — An Alcohol-Material, das in Glycerin untersucht und mit Congoroth gefärbt wird, schwindet jeder mögliche Zweifel an der Richtigkeit der eben gegebenen Deutung.

Die von Wille untersuchte Campanula rapunculoides verhält sich nicht anders und bietet noch ein weit günstigeres Object für die Feststellung des richtigen Thatbestandes dar. Die Anlage der Pollenhaut erfolgt hier in weit grösseren Blüthenknospen, die ohne Stiel 8 bis 9 mm Länge messen. *Hat man den richtigen Reifezustand getroffen*, so quellen aus den frischen, in Wasser untersuchten Tetraden die jungen Pollenzellen, von äusserst zarter Haut umgeben, hervor (Taf. IV, Fig. 49). Die zarte Haut ist an der Oberfläche des Pollenkorns im ersten Augenblicke kaum zu unterscheiden, sie hebt sich aber alsbald von dem schrumpfenden Inhalte ab. Nicht minder deutlich erscheint das Grenzhäutchen der Specialmutterzellen, es ist sich vor und nach Anlage der Pollenhaut gleich geblieben.

Lamium purpureum besitzt ein scharf markirtes Grenzhäutchen in den Specialmutterzellen; die polleneigene Haut entsteht in unmittelbarem Contact mit demselben. Lässt man Alcohol-Material in stark verdünntem Glycerin quellen, so *platzen stellenweise die reifen Specialmutterzellen und die* Pollenkörner treten, von äusserst dünner, eigener Haut umgeben, aus denselben hervor. Die Pollenhaut hebt sich alsdann von dem Inhalte ab und ist nun leicht zu unterscheiden. — Nicht minder instructiv sind die entsprechenden Entwicklungszustände frisch im Wasser untersucht. Da platzen ebenfalls die Specialmutterzellen und entlassen die jungen Pollenkörner; oder letztere werden nicht frei, öffnen sich vielmehr innerhalb der Specialmutterzelle und entleeren ihren Inhalt wobei ihr äusserst zartes Häutchen Falten schlagend von dem Grenzhäutchen zurücktritt (Taf. IV, Fig. 50). Bei hinreichend

sorgfältiger Untersuchung kann ein Zweifel über den wahren Ursprung der polleneigenen Haut hier schlechterdings kaum aufkommen.

Cynoglossum officinale verhält sich nicht anders wie Symphytum. Das Grenzhäutchen der Specialmutterzellen bleibt zunächst erhalten und umgiebt das junge Pollenkorn. Zum Unterschied von Symphytum wird aber dieses Grenzhäutchen in Wasser nicht gesprengt und nicht abgestreift. Um den Sachverhalt hier richtig zu stellen, sind, bei der geringen Grösse der Pollenkörner, sehr starke Vergrösserungen nöthig.

Endlich begnüge ich mich zu bemerken, dass ich auch für Geum urbanum (Wille untersuchte Geum rivale) den Ursprung der polleneigenen Haut durch Neubildung sichergestellt habe.

Wille glaubt eine Stütze für die Vorstellung, die er sich von der Entstehung der Pollenhaut aus dem Grenzhäutchen der Specialmutterzelle bei bestimmten Pflanzen gebildet hat, in einer älteren Arbeit von Treub zu finden. Er citirt wörtlich die Treub'schen Angaben, die sich auf die Entwicklungsgeschichte des Pollens von Zamia muricata beziehen, doch ohne die Stelle, in welcher Treub die Resultate einschränkt, die er erlangt zu haben meint. Treub hebt nämlich selber hervor, das Ergebniss seiner Untersuchung sei zu auffällig, als dass die Möglichkeit eines Irrthums völlig ausgeschlossen wäre.[1] „Non pas que je ne croie pas avoir apporté assez de soins à ces études; mais les conclusions auxquels j'arrive diffèrent tellement de l'opinion généralement admise sur la genèse des membranes propres de grains de pollen, que j'entrevois toujours la possibilité d'une erreur de ma part. Je ne pense

1) Recherches sur les Cycadées, Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg. Vol. II, p. 39. Sep.-Abdr. p. 10.

pas m'être trompé, cependant." Treub giebt an, dass nach dem, was er bei Zamia muricata gesehen, gar keine freie Bildung einer Cellulose-Hülle um die Plasmakörper der jungen Pollenzellen gegeben wäre, die Pollenhaut vielmehr ihren Urprung den inneren, sich allmählich verdickenden Schichten der Tetradenwände zu verdanken hätte.

Mir stand in Alcohol eine männliche Blüthe von Ceratozamia longifolia zur Verfügung, welche die gewünschten Entwicklungszustände in sich vereinigte. Die Untersuchung wurde zum Theil in verdünntem, mit Methylgrün versetztem Glycerin, zum Theil in mit Methylgrün versetzter 1 proc. Essigsäure, zu der ich eventuell noch ein wenig Schwefelsäure hinzufügte, ausgeführt. Nach möglichst eingehender Untersuchung bin ich auch hier zu der Ueberzeugung gelangt, dass die Pollenhäute um die jungen Pollenzellen angelegt werden und mit dem Grenzhäutchen der Specialmutterzellen nichts zu thun haben. Eigentlich folgt ein solches Resultat auch schon aus den Treub'schen Untersuchungen, insofern er angiebt, dass die Pollenhaut sich bei der Quellung von der Specialmutterzellwand abhebt. Er schreibt diese Trennung freilich den Folgen der Quellung zu, während sie thatsächlich schon in der Anlage begründet ist. — Die Tetraden von Ceratozamia longifolia sind ebenso wie diejenigen von Zamia muricata gebaut. Sie zeigen denselben vorspringenden, der ersten Theilungsebene der Sporenmutterzelle entsprechenden Wulst an ihrer Oberfläche und sind senkrecht zu der Richtung dieser ersten Theilungsebene gestreckt (Taf. IV, Fig. 51). Alle vier Pollenzellen liegen entweder in derselben oder in zwei sich rechtwinkelig schneidenden (Fig. 51), oder in zwei mehr oder weniger zu einander geneigten Ebenen. So lange die Bildung der polleneigenen Haut nicht begonnen hatte, waren an meinem Alcohol-Material die Tetraden nicht gefaltet; hingegen zeigte sich nach Beginn der Pollenhaut-Bildung

jede Specialmutterzelle von aussen her eingesunken. Den Angaben von Treub entsprechend fand ich die Tetraden von einer wesentlich resistenteren, dünnen Aussenschicht umgeben. Diese Aussenschicht bleibt zunächst als dünne Hülle erhalten, während man die Tetraden in verdünnter Schwefelsäure verquellen lässt. Bei einer solchen Operation verquellen auch vollständig die nur wenig markirten Grenzhäutchen, ohne sich viel widerstandsfähiger als die sehr quellbaren, wenig dichten Mittelschichten der Specialmutterzellen zu zeigen. Da mir alle Mittelstufen zur Verfügung standen, so konnte ich die von Anfang an selbständige Bildung der polleneigenen Häute mit voller Sicherheit verfolgen. Der Beobachter kann hier in der That leicht irre geführt werden durch den Umstand, dass die Pollenhaut dicht dem Grenzhäutchen der Specialmutterzelle anliegt, und dass sie nicht irgendwie besonders structurirt ist, somit dem Grenzhäutchen auffallend gleicht. Ein Versehen ist hier somit leicht möglich, während die Structurverhältnisse der Exine bei Angiospermen-Pollenkörnern meist sofort bei ihrer Entstehung die nöthigen Anhaltspunkte zu einer Unterscheidung von dem Grenzhäutchen gewähren. Dass übrigens auch hier, so wie wir es in allen anderen Fällen gefunden, die Exine von Anfang an anders als die Specialmutterzellwände reagirt und den ihr eigenen chemischen Charakter sofort zur Schau trägt, das zeigt ihr von Treub bereits constatirtes Verhalten dem Methylgrün gegenüber. Sie wird durch letzteres intensiv gefärbt, während die Specialmutterzellwände ungefärbt bleiben. Nicht die Innenschichten der Specialmutterzellen sind es aber, die ihren chemischen Charakter langsam verändern und dabei tinctionsfähig werden, vielmehr tritt die tinctionsfähige Hülle in unmittelbarem Contact mit dem Grenzhäutchen, als äusserst zarte, allmählich an Dicke zunehmende Membran auf. Um dieselbe vom ersten Stadium der Entstehung an sichtbar zu

machen, behandelte ich die betreffenden Tetraden mit Methylgrün-Essigsäure und liess nun vom Deckglasrande aus langsam verdünnte Schwefelsäure hinzutreten. Unter Einwirkung der letzteren erfolgten Quellungen, welche stets eine Ablösung der polleneigenen Haut von dem Grenzhäutchen zur Folge hatten, wobei die polleneigene Haut zunächst noch deutlich grün blieb. Die Ablösung erfolgte ohne alle Zerreissung, war deutlich ein Abheben, und lehrte, dass die polleneigene Haut von Anfang an vom Grenzhäutchen getrennt war. Unsere Fig. 51, Taf. IV, zeigt eine durch solche Behandlung zur Quellung gebrachte Tetrade, in welcher die polleneigenen Häute bereits messbare Dicke erlangt hatten. — Auf späteren Entwicklungszuständen werden, den Angaben Treub's gemäss, die inneren und mittleren Verdickungsschichten der Specialmutterzellen resorbirt, während die gemeinsame Aussenschicht der Sporenmutterzelle zunächst erhalten bleibt und nun unmittelbar die vier Pollenzellen der Tetrade umgiebt. Diese Art der Resorption, und nicht eine directe Umwandlung der Specialmutterzellwände in Pollenhäute, ist die Ursache jenes bereits von Treub constatirten Thatbestandes.

Ganz ähnliche Bilder wie in verdünnter Schwefelsäure liefert die Verquellung in Millon's Reagens. Eine ausgeprägte Färbung unreifer oder reifer Pollenhäute war hier weder mit Millon's Reagens noch mit Salpetersäure-Ammoniak zu erzielen. Auch sind diese Pollenhäute nur schwach cutinisirt und werden von Chlorzinkjodlösung weniger stark gelbbraun als sonst Exinen gefärbt.

Die reifen Pollenkörner, die ich frisch untersuchte, zeigten an der Exine ebenfalls keine ausgeprägte Structur, nur schwach radiale Streifung. Die Exine erreicht auch nicht grössere Dicke. An der Innenfläche der Exine war in reifen Pollenkörnern eine zarte Intine nachzuweisen und namentlich leicht beim Zerdrücken der Körner sichtbar zu machen.

Da mir bekannt war, dass Herr Guignard sich mit der Entwicklungsgeschichte des Cycadeen-Pollens in der letzten Zeit befasst hatte, so frug ich auch bei demselben an, zu welchem Resultate er in Bezug auf die Anlage der Exine bei Cycadeen gekommen sei. Herr Guignard theilte mir hierauf am 19. Juli dieses Jahres mit, dass er kein Bedenken trage auszusprechen, dass bei Ceratozamia, trotz des manchmal entgegengesetzten Scheines, die Pollenhaut als Neubildung auftrete. Herr Guignard autorisirte mich, von dieser seiner Mittheilung Gebrauch zu machen.

Von Interesse schien es mir, im Vergleiche mit den Cycadeen, auch nochmals meine früheren Angaben über Coniferen-Pollen zu prüfen.[1] Es ist überaus leicht bei Pinus Laricio festzustellen, dass, der allgemeinen Regel gemäss, die Plasmakörper innerhalb der Tetrade sich mit polleneigenen Wänden umgeben. Diese Wände nehmen an Dicke zu, während die Tetradenwände aufgelöst werden, und nachdem letzteres geschehen, beginnt die Bildung der Flügel. Der Vorgang schliesst zunächst an den in so vielen anderen Fällen beobachteten an. Es hebt sich nämlich eine Aussenschicht der Pollenhaut, der Exine, von einer annähernd gleich starken Innenschicht ab und es werden hier auch zwischen diesen beiden Schichten netzförmig angeordnete Leisten eingeschaltet. Während aber die Leistenschicht an den sonstigen Stellen der Haut nur geringe Höhe erreicht, wächst sie ziemlich bedeutend an den Stellen der Flügel aus. Dort wird weiterhin, durch Vermittlung einer zwischen Aussen- und Innenschicht gebildeten, sehr quellbaren Substanz, die Aussenschicht gedehnt und ganz abgehoben, wobei die Leisten von der Innenschicht völlig getrennt werden. Das giebt Bilder wie unsere Figur 52, Taf. IV. Die Zusammensetzung der Exine aus

1) Vgl. Ueber Bau und Wachsthum der Zellhäute. p. 115.

zwei gesonderten, durch die Netzleisten getrennten Schichten ist, hinreichend starke Vergrösserung vorausgesetzt, auch ausserhalb der Flügel leicht zu verfolgen. Die Dehnung der Flügeldecken bringt es mit sich, dass die Leisten an denselben auseinander rücken und bei Aufsicht ein relativ weites Maschennetz bilden, welches hingegen an den übrigen Stellen der Haut sehr eng ist. Es muss angenommen werden, dass die Flügeldecken, da sie nicht wesentlich dünner werden, während der Streckung Nahrung erhalten, was auch hier, *sonstigen Erfahrungen gemäss, durch Eindringen lebendiger* Substanz allein erfolgen dürfte. Die Bildung der Intine findet erst kurz vor der Reife statt.

Die Sporen-Häute der Lycopodiaceen, Filices, Equisetaceen und Muscineen.

An diese Schilderung der Entwicklungsvorgänge, die sich auf die Pollenhäute beziehen, wollen wir noch diejenige der Entwicklung einiger Sporenhäute anschliessen. Wie es sich in Sporen und Pollenkörnern um homologe Gebilde handelt, so decken sich, der Hauptsache nach, auch die Vorgänge ihrer Hautbildung und die durch dieselben erzielten Structuren, *so auch stimmen die Häute in mikrochemischer* Beziehung nahe überein. Immerhin fehlt es auch nicht an Erscheinungen, die bei der Hautbildung der Sporen allein bis jetzt beobachtet worden sind und solche haben uns ja auch bei Anlage der Perine der Hydropterideen bereits beschäftigt.

Wir beginnen hier zunächst mit den, in mancher Beziehung eigenartigen Sporen der *Lycopodiaceen*.

Meine Untersuchung erstreckte sich diesmal auf Lycopodium complanatum, Subsp. Chamaecyparissus, L. clavatum

und L. Selago. Die hier zu gebende Schilderung bezieht sich zunächst auf Alcohol-Material von L. Chamaecyparissus.

Die reifen Sporen von Lycopodium Chamaecyparissus haben eine bräunlich gefärbte Haut, die mit einem netzförmigen Leistenwerk besetzt ist, das an den Knotenpunkten schwach vorspringende Zäpfchen trägt. An der dreiflächig pyramidalen Bauchfläche nehmen die Maschen des Netzwerks an Höhe ab und erlöschen, bevor sie die drei leistenförmig vorspringenden Kanten der Pyramide erreichen, sich stellenweise zuvor in isolierte Leistchen und Zäpfchen auflösend.[1]) Lässt man Chromschwefelsäure zu den in Wasser liegenden Sporen treten, so schmilzt allmählich das Leistenwerk ab und die Oberfläche der Haut zeigt sich nun, den Leisten gemäss, areolirt. Weiterhin wird die ganze Haut gelöst. Auf Querschnitten (Taf. III, Fig. 42) constatirt man leicht, dass die Leisten etwas keulenförmig nach aussen anschwellen und dass sie einer ziemlich stark lichtbrechenden und dicken Haut aufgesetzt sind. Am meisten wird die Untersuchung solcher Querschnitte durch die Behandlung mit Chlorzinkjodlösung gefördert, in welcher die Haut etwas quillt. Es lässt sich jetzt an derselben (Taf. III, Fig. 42) eine schwächere Aussenschicht, welche die Leisten bildet, und eine stärkere Innenschicht unterscheiden, deren Innenrand sich noch mehr oder weniger selbständig markirt. Nach der Bauchkante zu wird die Sporenhaut etwas dicker und färbt sich dort in den inneren Lagen braun. Gleichzeitig nimmt dort eine innerste Partie derselben meist deutlich violette Färbung an. An der Bauchfläche der Spore ist somit die Haut schwächer cutinisirt, ja in ihren innersten Lagen reagirt sie sogar auf Cellulose. Eine besondere, von der hier geschilderten Exine zu trennende Intine ist nicht vorhanden. Ich habe nach letzterer ebenso

---

1) Vergl. auch Leitgeb, Bau und Entwicklung der Sporenhäute. p. 69.

vergeblich bei Lycopodium Chamaecyparissus als auch bei L. clavatum und L. Selago gesucht, und wenn auch bei L. Selago *die blau zu färbende Lamelle stärker entwickelt ist und auch* auf grössere Ausdehnung hin an der Innenseite der Sporenhaut sich verfolgen lässt, so bleibt sie doch unzweifelhaft überall nur ein innerster Bestandtheil der Exine.[1] Keimende Lycopodiumsporen stehen mir nicht zur Verfügung, doch kann ich kaum annehmen, dass es dieser in keinem Falle von der Exine abhebbare, nur an der Bauchfläche blau zu färbende Bestandteil derselben sein sollte, der bei der Keimung als Intine volle Selbständigkeit erlangen und die Exine abstreifen sollte. Aus den Bildern von de Bary[2]) und Treub[3]) ist vielmehr zu schliessen, dass diese Intine erst späterhin, wohl jedenfalls erst bei der Keimung, gebildet werde. — Lässt man Chromschwefelsäure auf die Querschnitte der Sporen von Lycopodium Chamaecyparissus oder L. clavatum einwirken, so zeigt sich die Innenschicht der Exine nicht resistenter als die Aussenschicht, eher umgekehrt; das scheinbar entgegengesetzte Verhalten an ganzen Sporen erklärt sich aus dem Umstande, dass alsdann die Aussenfläche mit der Chromschwefelsäure zunächst in Berührung tritt. Der Eau de Javelle widerstehen die Sporenhäute der Lycopodien, selbst auf Querschnitten, in ganz auffallender Weise.

Die Haut der Sporenmutterzellen von Lycopodium Chamaecyparissus ist deutlich geschichtet. Gleich nach vollzogener Viertheilung beginnt hier aber eine eigenthümliche Verdickung der Sporenmutterzellen, und zwar durch Verdickungsmassen, die polsterförmig in das Innere der Specialmutterzellen vorspringen. An günstigen Präparaten aus Alcohol-Material, die in concentrirtem Glycerin untersucht

---

1) Leitgeb, l. c. p. 71, deutet sie hingegen als Intine.

2) Bot. Ztg. 1887. Taf. II, Fig. 7.

3) Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. Bd. IV. Taf. IX.

werden müssen, erscheint das Cytoplasma der Sporen-Anlage an seiner Oberfläche festonirt, indem es mit zarten Leisten zwischen die Verdickungsmassen der Specialmutterzellwände hineinreicht (Taf. IV, Fig. 39). Das Bild wird besonders schön, wenn man das Glycerin mit einer Spur von Congoroth versetzt, das den Sporen-Inhalt intensiv tingirt. In die Verdickungsart der Specialmutterzellwände gewinnt man den besten Einblick, wenn man in concentrirtem, mit Hämatoxylin versetztem Glycerin die Sporenmutterzellen entsprechender Entwicklungszustände zerdrückt. Die abgelösten Stücke der violett gefärbten Specialmutterzellwände zeigen sich alsdann aus polygonalen, den verdickten Stellen der Wand entsprechenden Feldern gebildet. Lässt man auf Alcohol-Material dieses Zustandes Wasser, das mit Hämatoxylin schwach gefärbt ist, einwirken, so stellt sich ein sehr merkwürdiges Schauspiel ein. Eine äussere, schwächer gefärbte Verdickungsschicht der Specialmutterzelle wird gesprengt, es tritt aus derselben eine nächstfolgende, besonders scharf markirte und besonders stark gefärbte Membranschicht blasenförmig hervor, wird ebenfalls gesprengt und befreit eine Kugel, welche die vier Sporenanlagen enthält (Taf. IV, Fig. 38). Diese innere Kugel weist nur noch eine sehr dünne, gemeinsame, die Specialmutterzellen unmittelbar umgebende Hülle auf. — Die Quellbarkeit der Mutterzellhäute und Specialmutterzellhäute nimmt weiterhin ab, doch bleibt sie noch auf den nächstfolgenden Entwicklungsstadien bestehen, so dass an diesen ähnliche Effecte unter Wasser zu erzielen sind. Etwas ältere Sporenanlagen treten unter solchen Bedingungen aus dem Verbande. Nachdem die Verdickung der Specialmutterzellwände vollendet ist, geht aus der festonirten Hautschicht der Sporenkörper, die Anlage von sporeneigenen Häuten hervor. Die sporeneigene Haut zeigt von Anfang an nur geringe Quellungsfähigkeit (Fig. 40). Sie wird weiterhin verdickt,

und da die vorspringenden Leisten gleich bei ihrer Anlage solid sind, so glättet sich der Contour der wachsenden Haut bald an der Innenseite ab. Die Aussenschicht der Haut, welche die Leisten bildet, setzt sich alsbald etwas gegen die Innenschicht ab, doch sind beide Schichten von Beginn an verbunden und bleiben es auf die Dauer. Die Leisten der Aussenschicht nehmen nach ihrer Anlage noch an Höhe zu und es muss somit angenommen werden, dass zu ihrer Ernährung Substanz vom Zellkörper aus, durch die Innenschicht hindurch, ihnen zugeführt werde. Aussen- wie Innenschicht der Exine geben ausgeprägte Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak, sowie auch deutlich die Rothfärbung mit Millon'schem Reagens. Die umhüllenden Mutter- und Specialmutterzellwände werden erst nach Erreichung des fertigen Zustandes der Sporenhaut gelöst, die Sporen treten schliesslich aus dem Verbande und sind in völlig reifem Zustaude auch von einer Schleimschicht nicht mehr umhüllt.

Lycopodium clavatum besitzt ganz den nämlichen Sporenbau wie L. Chamaecyparissus und auch die nämliche Entwicklungsgeschichte. Ob die Sporenmutterzellhäute, wenn Alcohol-Material in Wasser untersucht wird, dieselben Differenzirungserscheinungen zeigen, konnte ich aus Mangel an Material, da mir jüngere Zustände nur in einem älteren Dauerpräparate zur Verfügung standen, nicht feststellen.

Lycopodium Selago zeigt auf der Oberfläche der Sporenhaut nur stumpf vorspringende Höcker, die an Querschnitten als flache Zähne erscheinen. Im Uebrigen ist der Bau der Haut mit demjenigen der beiden anderen Lycopodium-Arten übereinstimmend. Die Aussenschicht der Exine, welche die Leisten bildet, tritt nach Chlorzinkjodbehandlung mit goldgelber Farbe scharf hervor, während die dickere Innenschicht sich der Hauptsache nach hellgelb, mit einem Stich in's grünliche, färbt. Innerhalb der vorspringenden Kanten,

an der Bauchseite, ist die Braunfärbung der äusseren, die Violettfärbung der innersten Theile der Innenschicht bei dieser Species besonders schön zu verfolgen.

Die eigene Art der Verdickung der Specialmutterzellwände, wie wir sie in Lycopodium-Sporen vorfinden, war uns noch nicht begegnet, und so auch nicht die eigenthümliche Bildung der sporeneigenen Haut im Anschluss an diese Verdickungsschichten. Auf die Bildung der sporeneigenen Haut folgt hier alsbald eine Verdickung derselben. Diese Verdickung mag sehr wohl durch Apposition von Membranlamellen erfolgen: Andeutungen eines lamellösen Baues, sowie die etwas verschiedenen Reactionen der aufeinander folgenden Partien der Haut, weisen darauf hin. Jedenfalls findet aber eine weitere Ernährung der so angelegten Hauttheile durch Einwanderung von Substanzen aus dem Zellinnern statt. Das geht besonders aus der nachträglichen Grössenzunahme der Leisten hervor. Eine Intine mag erst bei der Keimung gebildet werden.

Die Exine der Sporen von Osmunda regalis zeigt, von oben gesehen, eine maeandrische Zeichnung, die von unregelmässig contourirten, in einander greifenden Leisten herrührt. Diese Leisten präsentiren sich an Querschnitten als zäpfchenförmige Auswüchse. Die Zäpfchen entspringen einer homogen erscheinenden Haut, an der sich, wie Leitgeb richtig angiebt[1]), nach längerer Chlorzinkjod-Behandlung eine etwas dickere, rothbraun gefärbte Innenschicht von einer schwächeren, hellen, sich in die Zäpfchen fortsetzenden Aussenschicht unterscheiden lässt. Nach Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure färbt sich die Innenschicht braunroth, während die Aussenschicht, sammt Zäpfchen, sich nur schwach tingirt. Auf Grund der jetzt angestellen Untersuch-

1) l. c. p. 63.

ungen muss ich, älteren und neueren[1]) Angaben gemäss, die Existenz einer zarten Intine in den reifen Sporen zugeben. Man überzeugt sich von dem Vorhandensein derselben am leichtesten, wenn man, wie Leitgeb, die Sporen mit Chromschwefelsäure behandelt; die Exine wird alsdann rasch aufgelöst, während die Intine zunächst widersteht und als zartes Häutchen den Sporeninhalt umgiebt. Auch kann man, wie es frühere Beobachter gethan, starke Kalilauge auf die Sporen einwirken lassen, wobei letztere häufig platzen und ihren Inhalt, von der zarten Intine umgeben, entleeren. Nach vorhergehendem Auswaschen gelingt es alsdann sogar, die Intine mit Chlorzinkjodlösung intensiv blau zu färben.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die Sporen sich innerhalb der Specialmutterzellen mit eigener Membran umgeben, deren Entstehung aus der Hautschicht nicht minder auffällig wie bei vielen Pollenkörnern ist. Diese so angelegte zarte Haut ist die Exine, die nach der rasch erfolgenden Auflösung der Specialmutterzellwände an Dicke zunimmt. Hierauf erst beginnt sich die maeandrische Zeichnung an der Oberfläche der Exine zu zeigen, und deren Differenzirung in eine Aussen- und Innenschicht zu vollziehen. Die Betheiligung der Specialmutterzellwände an diesen Vorgängen ist somit ausgeschlossen. Doch auch aus dem umgebenden Tapetenplasma lassen sich dieselben nicht ableiten. Ihre Bildung geht vielmehr, so wie wir das bei Pollenkörnern gefunden hatten, bei Betheiligung von Substanzmassen vor sich, welche die deutlich radial poröse Exine durchwandern. Bezeichnend ist es hierbei, dass die Exine erst kurz vor Auftreten der äusseren Zeichnung die Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak zu geben beginnt. Von demselben Augenblicke an erfolgt auch erst ihre Rothfärbung nach Zusatz

1) Leitgeb, l. c. p. 62, dort die ältere Literatur.

von Schwefelsäure. Die Ausbildung der die maeandrisch vertheilten Leisten tragenden Aussenschicht der Exine von Osmunda ist somit keine andere als etwa die Differenzirung einer Aussenschicht der Exine bei zahlreichen Pollenkörnern und ebenso wenig darf es auffallen, dass diese Aussenschicht dann auch etwas anders wie die Innenschicht reagirt. Die Anlage der Intine erfolgte erst kurz vor der Reife der Sporen. Hin und wieder findet man Sporen, an deren Bauchflächen die maeandrische Aussenschicht fehlt. Es tritt dies, wie Leitgeb angiebt, dann ein, wenn die Sporen durch die sich auflösenden Specialmutterzellwände verklebt geblieben sind. Dann unterbleibt eben eine Differenzirung der Aussenschicht der Exine an den Contactflächen. Andererseits kommt es nach Leitgeb[1]) auch vor, dass die maeandrische Aussenschicht als gemeinsame Hülle um die ganze Tetrade ausgebildet ist, ohne sich an die Scheidewände derselben zu kehren. In solchen Fällen, muss ich annehmen, hat die Bildung der Exine um den Inhalt der Sporenmutterzellen vor deren Theilung begonnen. Es ist auf Grund dieses letzten Vorkommnisses anzunehmen, dass auch hier die Exine zunächst durch Anlagerung neuer Membranlamellen und hierauf erst durch Einwanderung von Substanz in dieselben wäscht, und so dürften denn in einem solchen Falle, wie der letztgenannte, die äusseren Lamellen der Exine an den erst später gebildeten Scheidewänden gefehlt haben.

Meine älteren Angaben über die Entwicklungsgeschichte der Sporen von Equisetum haben sich auch bei erneuerter Untersuchung als richtig erwiesen und verlangen der Correctur nur in untergeordneten Punkten. Zunächst sei daran erinnert, dass die reife Spore von einer äussersten, die Elateren bilden-

1) Leitgeb, l. c. p. 65.

den Hülle umgeben ist, und ausserdem noch zwei dicht anliegende Häute besitzt. Die äussere der letztgenannten Häute, die ich als Mittelhaut bezeichnet hatte[1]), steht der inneren an Dicke wesentlich nach. Ausserdem lässt sich noch um den Sporeninhalt ein äusserst zartes, nicht immer scharf nach innen abgegrenztes Häutchen erkennen, das als Intine zu definiren ist.[2]) Diese Intine lässt sich mit Chorzinkjodlösung blau färben, während die Mittel- und Innenhaut, welche als Exine zusammenzufassen sind, rothbraune Färbung annehmen. Die Elateren färben sich bekanntlich in ihren nach innen gekehrten *Theilen schön violett, während sie an der Aussenseite* farblos bleiben Der Innenseite der Elateren haften für gewöhnlich Körnchen an, die sich ähnlich wie die Substanz dieser Elateren verhalten. Sie nehmen in Chorzinkjodlösung einen mehr oder weniger deutlichen hellvioletten Ton an, ohne sich mit Jodlösung allein zu färben. Die Sporen von Equisetum palustre, E. limosum und E. Telmateja verhalten sich in allen Punkten gleich und beziehen sich die hier gemachten Angaben sowohl auf die Untersuchung der ganzen Sporen als auch der Querschnitte.

Die Entwicklungsgeschichte hatte ich seinerzeit an Equisetum limosum studirt, diesmal diente mir Equisetum palustre zu dem gleichen Zweck. Wie ich das früher schon geschildert habe, tritt das Protoplasma der Tapetenzellen hier zwischen die Sporenmutterzellen gleich nach deren Isolirung ein[3]) und umgiebt dieselben. Nach der Theilung treten die Sporen-Anlagen gleich auseinander und zeigen sich in Gallertblasen eingeschlossen. Ich liess diese Blasen aus den gequollenen Specialmutterzellwänden hervorgehen, stellte jetzt aber fest, dass die Specialmutterzellwände, ganz wie bei den

1) l. c. p. 121.
2) Vgl. über diesen Nachweis bei Leitgeb, l. c. p. 67.
3) l. c. p. 119.

Hydropterideen, aufgelöst werden, und das umgebende stärkereiche Protoplasma zwischen die Sporen-Anlagen, dieselben auseinander drängend und allseitig umhüllend, eintritt. Damit erscheinen die nackten Sporen-Anlagen direct von den zu einem Plasmodium verschmolzenen Protoplasten der Tapetenzellen umgeben (Taf. IV, Fig. 43). Dieses Hüllplasma ist es, welches hierauf um jede Sporen-Anlage die Gallerthülle erzeugt. Hat aber die Gallerthülle eine bestimmte Mächtigkeit erlangt, so bildet das Cytoplasma der Sporen-Anlage seine Hautschicht in eine zarte Membran um. Die bis dahin runden Sporen-Anlagen erscheinen hierauf an Alcohol-Präparaten unregelmässig gefaltet (Fig. 45). Kurz vor Fertigstellung der Gallerthülle werden an deren Oberfläche kleine, stark lichtbrechende Körnchen sichtbar, die nicht anders als die den fertigen Elaterenbändern anhaftenden reagiren, nur geringere Grösse besitzen. Diese Körnchen dürften aus einem der Cellulose verwandten Kohlehydrat bestehen. Mit Chlorzinkjodlösung nahmen sie wohl einen hellvioletten Ton an, während die Gallerthülle farblos bleibt, die Haut der Spore sich zunächst gelblich, bei zunehmender Dicke braun, auf keinem Entwicklungszustand aber violett tingirt. Die Dickenzunahme der Sporenhaut, die als Exine zu bezeichnen ist, schreitet rasch innerhalb der Gallerthülle fort; hat dieselbe aber eine bestimmte Mächtigkeit erreicht, so beginnt sie sich von deren Oberfläche als besondere Membran abzuheben. Mit Chlorzinkjodlösung kann man diese Abhebung auf Stadien veranlassen, die zunächst von der doppelten Zusammensetzung der Sporenhaut noch nichts erkennen lassen. Diese Aussenschicht quillt in der Chlorzinkjodlösung und beginnt daher Falten zu schlagen (Fig. 47). Sie ist zunächst äussert dünn und ihre Falten springen dann nur wenig von der Innenschicht ab; in der Folge wächst aber ihre Dicke und jetzt hebt sie sich auch mehr oder weniger vollständig von der

Innenschicht ab, mit weiten unregelmässigen Falten in die Gallerthülle hineinragend. Hierauf beginnt um die Gallerthülle die Ausbildung der Elateren. Von da an zeigt die Oberfläche der Gallerthülle Cellulose-Reaction. Bei Quellung in Chlorzinkjodlösung stellt sich heraus, dass diese Anlage der Aussenhaut sofort in Schraubenbänder, den Elateren entsprechend, differenzirt ist und so auch erfolgt bei Druck auf die Kugeln die Trennung der Continuität (Fig. 47), wobei die Gallertmasse an den Trennungsstellen hervorquillt. Dass die Anlage der Elateren der Gallertblase aufgelagert wird, erkennt man leicht an dem Umstande, dass die Körnchen, welche die Peripherie der Blase einnahmen, an der Innenfläche der Elateren-Anlage zu liegen kommen, und dass sie bei Sprengung der Gallertblase mit sammt den quellenden Gallertmassen nach aussen treten (Fig. 47). Die Elateren-Bänder nehmen rasch an Dicke zu, deutlich auf ihrer Aussenseite wachsend. Ihre blau sich färbenden, zuerst angelegten Theile werden von weniger tingirbaren nach aussen verdeckt (Fig. 48). Die Sporen-Anlagen nehmen zu gleicher Zeit an Grösse zu, ihre Exine wird dicker und die beiden Schichten derselben liegen schliesslich dicht an einander; die Gallertmasse in der Umgebung der Sporen schwindet, die Elateren erlangen ihre volle Ausbildung und das Hüllplasma wird vollständig verbraucht. — Den Schluss der Entwicklung bildet die Anlage der äusserst zarten Intine um den Sporenkörper.

Nach dieser Schilderung ist es klar, dass wir in den Elateren der Equisetum-Sporen eine echte Perine vor uns haben, das heisst eine Hülle, welche diesen Sporen von einem andern Plasmakörper aufgelagert wird. Es unterliegt keinem Zweifel, dass es das umgebende Plasmodium ist, welches hier die Elateren um die Gallerthülle bildet, ähnlich wie Membranschichten um Gallertblasen etwa bei Marsilia ent-

stehen. Allem Anschein nach wächst die Elateren-Anlage hier durch Auflagerung nach einander gebildeter Membran-Lamellen. Die Exine um die Sporenkörper wird auch erst nach Anlage der Gallerthüllen gebildet als zarte Membran, die weiter an Dicke zunimmt. Die Aussenschicht dieser Exine hebt sich weiterhin von der Innenschicht ab. Möglich ist es, dass sich diese Aussenschicht von der Innenschicht in ähnlicher Weise abspaltet, wie wir dies bei so vielen Pollenkörnern gesehen, möglich aber auch, dass die inneren Verdickungsmassen der Exine vou Anfang dem zuerst angelegten Häutchen nur anliegen. Es würde das voraussetzen, dass die Exine durch Apposition neuer Lamellen, oder doch mindestens einer solchen Lamelle, hier in die Dicke wachse. Für *die Entscheidung dieser Frage fehlen die Anhaltepunkte*; sicher scheint hingegen, dass die Anlage der Exine auch durch Substanz-Einwanderung wächst. So ist vor Allem die nachträgliche Flächen- und Dickenzunahme der von der Innenschicht abgetrennten Aussenschicht der Exine begreiflich. Die Annahme einer Substanz-Einwanderung in diese Häute wird auch durch die Reactionen gestützt. Die Exine giebt auf allen Entwicklungsstadien ausgeprägte Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak und Rothfärbung mit Millon's Salz, *welche Färbungen an der Perine nie gelingen.*

An die bei Lycopodium-Sporen geschilderten, durch die Verdickung der Specialmutterzellwände charakterisirten Vorgänge schliessen sich die in den Riccia-Sporen zu beobachtenden an.

Die dunkelbraunen Sporen von Riccia glauca zeigen sich auf der Rückenfläche, sowie auch auf den drei Bauchflächen, netzförmig areolirt und sind von einem äquatorialen Flügel, das heisst einem an der Grenze von Rücken- und Bauchfläche verlaufenden Saum umgeben. An den dorsalen

Enden der drei Leisten der Bauchfläche zeigt der Saum eine farblose, concave Vertiefung, die sich an jüngeren Sporen hingegen als Papille vorwölbt. Diese Papille sinkt eben im fertigen Zustand zusammen, ist eventuell auch ganz desorganisirt. Lässt man, nach dem Vorbilde von Leitgeb, Chromschwefelsäure auf die reifen Sporen einwirken, so hebt sich von denselben, so wie es Leitgeb beschrieben hat[1]), eine äussere, braune Haut, die rasch farblos wird, in Falten ab, schwillt blasenförmig an und löst sich alsbald auf. Eine nächstinnere, braune Haut bleibt zurück, welche durchaus *noch die typische Areolirung der unversehrten Sporenhaut* aufweist. Auf Querschnitten durch reife Sporen (Taf. III, Fig. 20) überzeugt man sich auch von dem Vorhandensein einer dritten Haut, der homogenen, unter den Falten der beiden erstgenannten Häute continuirlich fortlaufenden Intine. Diese tritt besonders schön nach Behandlung mit Congoroth hervor, welches sie intensiv roth tingirt, die äussere und die mittlere Sporenhaut aber unverändert lässt. Die äussere und die mittlere Sporenhaut, die ich zunächst auch hier als Aussenschicht und Innenschicht der Exine unterscheiden will, sind in übereinstimmender Weise gefaltet und, den Saum ausgenommen, nur durch ein wenig körnige Zwischensubstanz von einander getrennt. Innerhalb des Saumes treten Aussenschicht und Innenschicht der Exine weiter auseinander. Der Zwischenraum ist an jüngeren Sporen mit einer gallertartigen Substanz erfüllt, die sich in die körnige Zwischensubstanz der übrigen Sporenhaut fortsetzt. Späterhin erhärtet diese Gallertsubstanz und schrumpft zusammen.

Die Entwicklungsgeschichte der Sporenhaut von Riccia ist nicht ganz leicht zu gewinnen und daraus mögen sich die Differenzen zwischen Leitgeb's[2]) und meiner Schilde-

1) Ueber Bau und Entwicklung der Sporenhäute, p. 40.
2) l. c. p. 42 ff.

rung erklären. Gleich nach vollzogener Viertheilung der Sporenmutterzelle beginnt hier, ähnlich wie wir das schon bei Lycopodium zu beobachten Gelegenheit hatten, eine Verdickung der Specialmutterzellwände. Diese Verdickung erfolgt hier ebenfalls durch Verdickungsmassen, die sich polsterförmig in den Innenraum der Zelle vorwölben (Taf. III, Fig. 18). Die Verdickung ist etwas weniger ausgiebig an den Bauchflächen der Sporen als an deren Rückenfläche. Die Verdickungsmasse erscheint glashell und durchscheinend, ebenso wie die ursprüngliche Mutterzellwand. Zwischen die Verdickungsmassen springt das Cytoplasma der Spore leistenförmig vor und zeigt sich somit, in Oberflächenansicht, netzförmig gefeldert. Durch Druck auf das Deckglas, der die Tetraden zum Platzen bringt, gelingt es öfters, die Verdickungsmassen von den Aussenwänden glatt abzulösen, sie sind denselben somit, allem Anscheine nach, apponirt worden. Die verdickten Stellen gewinnen, bei gleichzeitiger Grössenzunahme der ganzen Tetrade, an Höhe und Breite und springen alsbald auffallend tief in das Innere der Sporen vor. Dieses starke Vorspringen ist freilich zu nicht geringem Theil der Quellung zuzuschreiben, welche die Verdickungsschichten in der Untersuchungsflüssigkeit erfahren. Nach Fertigstellung dieser Verdickungsschichten umgeben sich die Sporen mit einer eigenen Haut. Das Lichtbrechungsvermögen dieser Haut ist zunächst so wenig von demjenigen der Verdickungsschichten der Specialmutterzellen verschieden, dass es die letzteren zu zerdrücken gilt, um sich von der Existenz der ersteren zu überzeugen. Auf diese Weise gelingt es nämlich unschwer, die Sporenanlagen mit ihren jungen, gequollenen Wänden von den Verdickungsschichten der Specialmutterzellen zu trennen. Die junge Sporenwandung folgt den Ausbuchtungen der Verdickungsschichten der Specialmutterzelle und springt somit gleich bei ihrer Anlage mit Netzleisten vor. Nachdem die-

selbe eine bestimmte Dicke erreicht hat, wird vom Cytoplasma aus eine zweite Haut angelegt. Diese zweite Haut schmiegt sich annähernd den Umrissen der ersteren an und ist somit gebuchtet wie jene. Beide Häute sind durch eine gallertartige Substanz getrennt, die nur am Saum eine starke Entwicklung erlangt. Diese gallertartige Substanz wird weiterhin körnig. Beide Häute sind am leichtesten getrennt am Saume zu verfolgen. An diesem stellt man auch am besten die allmähliche Zunahme der Dichte in der äusseren Haut fest. An der vorspringenden Papille verhält sich aber die Substanz der Aussenhaut von Anfang an etwas abweichend, ist sehr wenig dicht und stark quellbar (Taf. III. Fig. 18, 19a). Während die Innenhaut an Dicke zunimmt, wird sie stark lichtbrechend und beginnt sich zugleich gelblich zu färben (Fig. 18, 19a). Beide Häute, namentlich aber die innere, nehmen zugleich die Eigenschaften cutinisirter Membranen an. Erst kurz vor der Reife umgiebt sich das Cytoplasma der Spore auch noch mit einer Intine (Fig. 19a). Weiterhin erfolgt eine Bräunung der beiden äusseren Sporenhäute. Die Verdickungsschichten der Specialmutterzellen sind nach Fertigstellung der Sporenhaut und noch bei beginnender Bräunung derselben vorhanden. Schliesslich werden sie bis auf geringe Reste resorbirt, nachdem sie zuvor eine nicht unbedeutende Dehnung erfahren haben. Vom Theilungsstadium an bis zu demjenigen der vollen Reife wächst die Tetrade zum doppelten Durchmesser an.

Unterstützt wird die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung hier durch Tinctionen mit Congoroth, das aber nur in äussert geringen Mengen, so dass es die Beobachtungsflüssigkeit eben nur rosa färbt, zugesetzt werden darf. Es fällt auf, dass die Verdickungsmassen der Specialmutterzellwände und die jungen Sporenwände sich rasch und intensiv roth färben, allmählich aber ihre Färbung wieder einbüssen,

während die Sporenhäute mittlerer Entwicklungsstadien, noch vor ausgeprägterer Bräunung, den Farbstoff festhalten. In dem Maasse, als sich die Sporenhänte bräunen, verlieren sie wiederum die Fähigkeit, sich mit Congoroth zu färben und die Intine allein speichert dasselbe auf. Auffallend ist auch an Sporen mittlerer Entwicklungsstufe die Erscheinung, dass das Congoroth zunächst die stark gequollenen Papillen am Saume tingirt, dass von diesen aus sich der Farbstoff in der Haut verbreitet und dass, wenn die Sporenhaut intensiv gefärbt erscheint, sie den Papillen schliesslich den ganzen Farbstoff entzogen hat.

Die Salpetersäure-Ammoniak- und die Millon'sche Reaction treten an den Sporenhäuten von Riccia glauca deutlich, wenn auch nicht sehr kräftig ein. Wie bereits von Leitgeb hervorgehoben wird, gelingt bei Riccia glauca eine Blaufärbung mit Chlorzinkjod weder an den Mutterzell- noch den Specialmutterzellwänden. Hingegen färbt sich die Innenschicht und selbst auch die Aussenschicht der Exine auf mittleren Entwicklungszuständen blau, wenn der Behandlung mit Chlorzinkjodlösung diejenige mit Chromschwefelsäure vorausgeht. Letztere Einwirkung muss aber entsprechend regulirt und die Chromschwefelsäure hierauf ausgewaschen werden.[1]) Bei Riccia crystallina nehmen, nach Leitgeb, im Gegensatz zu Riccia glauca, die Mittellamellen bei Chlorzinkjodbehandlung intensive Blaufärbung an und auch an der übrigen Substanz der Scheidewände, und den peripherischen Theilen der Specialmutterzellen, soll eine schwache Blaufärbung zu erzielen sein.[2]) Eau de Javelle greift die reifen Sporenhäute ganzer Sporen von Riccia glauca relativ nur langsam an, weit rascher die Querschnitte. Im Resultate

---

1) l. c. p. 49, 45.
2) l. c. p. 49.

bleibt von den beiden äusseren Sporenhäuten nur ein substanzärmeres, farbloses Skelet zurück, während die Intine intact sich zeigt.

Fassen wir die Resultate dieser Untersuchung zusammen, so ergiebt sich aus derselben, dass bei Riccien nach vollzogener Theilung der Sporenmutterzelle, die Specialmutterzellwände stark verdickt werden. Die Verdickung trifft polygonale Felder, die nur durch schmale Zwischenräume getrennt werden, welche das Cytoplasma der Sporenanlage füllt. Im Anschluss an diese Verdickungsschichten bildet sich hierauf die sporeneigene Wand, die ihrer Anlage gemäss mit netzförmigen Leisten vorspringt. Hat diese zarte Haut eine bestimmte Dicke erreicht, so folgt die Anlage einer zweiten Haut und auf diese erst diejenige der Intine. Die beiden äusseren Häute cutinisiren später. Weil dieselben getrennt von einander auftreten, so möchte Leitgeb nur die innere als Exine bezeichnet wissen; die äussere ist für ihn eine Perine. Diese Definition kann ich nicht gelten lassen, denn der Name Perine muss, meiner Auffassung nach, für Häute reservirt bleiben, die einem gegebenen Plasmakörper von einem anderen aufgesetzt werden. Auch kann ich keinesfalls die Ansicht theilen, dass die zuerst gebildete Sporenhaut von Riccia den Specialmutterzellwänden zuzuzählen sei und nur eine besondere differenzirte Innenschicht derselben vorstelle. Sie ist unzweifelhaft eine Neubildung und tritt von Anfang an gesondert von den Verdickungsschichten der Specialmutterzellwände auf. Das lässt sich beim Zerdrücken der Specialmutterzellen in geeigneten Medien mit Sicherheit constatiren. Auch stellt man ebenso bestimmt fest, dass die Leisten der äusseren Sporenhaut bei ihrer Anlage nicht bis auf den Grund der die Verdickungsmassen der Specialmutterzellwände trennenden Furchen reichen. Die Differenzirung der innersten Theile dieser Verdickungsschichten als Sporenhaut

würde unter solchen Umständen nur getrennte polygonale Felder, nicht eine zusammenhängende Haut, liefern. Will man diese Aussenschicht der Exine, weil die Innenschicht getrennt von ihr gebildet wird, mit einem besonderen Namen belegen und die Bezeichnung „Exine“ für die Innenschicht allein in solchen Fällen reserviren, so könnte diese Aussenschicht den Namen Protexine erhalten. Zu bedenken wäre hierbei aber, dass unter ganz ähnlichen Bedingungen an den Lycopodium-Sporen nur eine einzige Haut gebildet wird, und dort uns deutlich nur als Aussen- und Innenschicht der Exine das entgegentritt, was hier gesondert angelegt wird. So könnte man, meine ich, auch bei Riccia von einer anderen Art der Bezeichnung absehen und sich mit der Unterscheidung einer Aussen- und Innenschicht der Exine begnügen. Wie wir bei verschiedenen Pollenkörnern gesehen haben, können ebenso auch spätere Differenzirungen zu einer nachträglichen Sonderung einer einheitlich angelegten Haut in getrennte Schichten führen. — Die Gallertsubstanz, welche an der Innenfläche der Aussenschicht der Exine bei Riccia zu finden ist, gehört wohl noch mit zu dieser Aussenschicht. So sieht es namentlich innerhalb des Saumes aus, wo die Trennung zwischen der Aussenschicht und der Gallertmasse nicht immer eine ganz scharfe ist. Für den Umstand, dass die Bildung der inneren gallertartigen Theile der Aussenschicht auf diejenige der äusseren festeren Theile folgt, spricht andererseits das Verhalten der quellenden Papille, deren Substanz deutlich gegen die Gallertmasse abgesetzt ist. Wie weit Apposition und Substanz-Einwanderung hier sonst noch in einander greifen, mag im Einzelnen dahingestellt bleiben; dass nachträgliche Substanz-Einwanderung in die angelegten Membranen überhaupt stattfindet, das zeigt vor Allem die Flächen- und Dickenzunahme der Aussenschicht während des Wachsthums der Tetrade. Die Ernährung dieser Aussen-

schicht der Exine erfolgt aber auch hier, wie in so vielen anderen Fällen, durch die Innenschicht hindurch.

Noch instructiver ist in mancher Beziehung der nahe verwandte Bau der Sporen von Sphaerocarpus terrestris und soll auch dazu dienen, die Angaben über Riccia noch zu bekräftigen und zu ergänzen.

Schon Leitgeb[1]) hat auf die grosse Aehnlichkeit im Bau der Sporenhäute von Riccia und Sphaerocarpus hingewiesen. Die Entwicklungsgeschichte dieser Sporenhäute differirt aber in einem sehr wesentlichen Punkte. Es wird nämlich bei Sphaerocarpus, wie gleich vorausgeschickt werden mag, die Aussenschicht der Exine vor der Theilung der Sporenmutterzelle gebildet und sind die vier Sporen somit gemeinsam von ihr umgeben. Mein unvergesslicher Freund Leitgeb stellte mir sein Arbeitsmaterial zur Verfügung, was mich in den Stand setzte, dieses interessante Verhalten aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Später hatte auch der College Just die Güte, mich mit frischen Pflanzen zu versorgen, die ich freilich auch erst in Alcohol legen musste und erst später studiren konnte, so dass alle meine Angaben sich auf Alcohol-Material beziehen.

Die Sporen von Sphaerocarpus terrestris sind somit von einer gemeinsamen Schicht der Exine umhüllt und bleiben zu Tetraden vereinigt.[2]) Die Oberfläche der Tetrade ist durch vorspringende Leisten netzförmig gefächert, ganz übereinstimmend dem Verhalten an den Sporen von Riccia. Die Knotenpunkte des Netzes springen etwas vor; die Leisten derselben laufen continuirlich über die Ansatzstellen der Scheidewände der Tetrade fort, sich stets rechtwinkelig zu

---

1) l. c. p. 40.

2) Vgl. Leitgeb, l. c. p. 13 und die Abbildungen auf Taf. I und III.

diesen Scheidewänden orientirt zeigend.[1]) Querschnitte lassen an den Rückenflächen der Sporen drei Häute unterscheiden: die Aussen- und Innenschicht der Exine und die Intine. Ganz reife, dunkelbraune Sporenhäute geben Bilder wie das in Fig. 30, Taf. III, dargestellte. Zu äusserst liegt die ziemlich scharf abgesetzte, in leistenförmige Falten vorspringende, stark lichtbrechende, annähernd homogene, bräunlich gefärbte Aussenschicht der Exine (ae). Dann folgt die faserig-lamellöse, dunkelbraun gefärbte, wesentlich stärkere Innenschicht der Exine (ie). Diese Innenschicht springt nach aussen in die Falten der Aussenschicht vor, dieselben erfüllend; nach innen zu schliesst sie mit glattem Umriss ab. An den Ansatzstellen der Scheidewände, soweit der Schnitt dieselben genau rechtwinkelig getroffen hat, sieht man die Aussenschicht der Exine sich über die Scheidewand fortsetzen, die Innenschicht der Exine hingegen in dieselbe eintreten. Die Scheidewand erweitert sich an ihrer Ansatzstelle und so auch findet man oft im Mittelpunkt der Tetrade die Scheidewände zu einem faserig-lamellösen Zwickel erweitert. Unter günstigen Umständen kann man an der Ansatztelle der Scheidewand, innerhalb der faserigen lamellösen Substanz, die Mittellamelle der Scheidewand verfolgen, die bis an die Aussenschicht der Exine reicht und an dieselbe ansetzt (Fig. 30). Meist ist dieselbe in der faserigen Substanz nicht mehr zu unterscheiden, und nur äusserst schwer weiter in die Scheidewand zu verfolgen. Auch die Substanz der Innenschicht der Exine zeigt sich innerhalb der Scheidewand meist sehr schwach entwickelt, so dass die Scheidewände auf die beiden Intinen fast reducirt erscheinen. Die homogene, farblose Intine (i) erlangt aber innerhalb der Sporen eine relativ starke Entwicklung.

---

1) Vgl. auch Leitgeb, l. c. p. 14 und Taf. I, Fig. 15.

An halbreifen, noch kaum gebräunten Tetraden, welche längere Zeit in verdünntem Glycerin gelegen haben, gelingt es durch vorsichtig regulirten Druck auf das Deckglas, die einzelnen Sporen der Tetrade mehr oder weniger vollständig von einander zu trennen. Die Trennung erfolgt innerhalb der Innenschicht der Scheidewände und zwar besonders leicht in den äusseren Theilen derselben. Die Aussenschicht der Exine wird durch diese Operation gesprengt. Nach erfolgter Bräunung der Sporenwände ist eine solche Trennung der Sporen durch kein Mittel mehr zu bewirken.

Das Alcohol-Material, das für meine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen diente, kam zum Theil in Glycerin verschiedener Concentrationsgrade, mit und ohne Zusatz von Congoroth, zum Theil in Chloralhydrat-Jodglycerin zur Verwendung. Ein bestimmter Quellungsgrad der jungen Membran-Anlagen fördert unter Umständen die Untersuchung, darf aber nicht überschritten werden, weil sonst wichtige Abgrenzungslinien schwinden. In Wasser und verdünntem Glycerin sind die Bilder vielfach nur kurze Zeit zu brauchen. In Glycerin entsprechender Concentration können die Präparate dauernd aufbewahrt werden; die besten Bilder aber, mit nur geringer Quellung und meist scharfer Abgrenzung der Conturen erhielt ich, wenn ich mein Alcohol-Material in Chloralhydrat (8 Theile Chloralhydrat, 5 Theile Wasser), das zur Hälfte mit Jodglycerin versetzt war, untersuchte.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass bei Sphaerocarpus terrestris bereits die Sporenmutterzellhaut so verdickt wird (Taf. III, Fig. 21), wie bei Riccia erst die Specialmutterzellwände. Es stellt sich hier somit noch vor der Theilung der Sporenmutterzelle dieselbe Verdickungsart ein, wie sie dort erst auf diese Theilung folgt. Auch hier sind es polygonale Felder der Zellhaut, welche verdickt werden und sich nach dem Zellinnern polsterförmig verwölben. So wie

diese Verdickung, so erfolgt hier auch die Anlage der Aussenschicht der Exine noch vor Theilung der Sporenmutterzelle, etwa dann, wenn die Verdickungsmassen der Mutterzellhaut sich halbkugelig in den Zellraum vorgewölbt haben (Fig. 22). *Die relativ grossen Stärkekörner zeigen sich hierbei in peripherischer Lage* angesammelt und folgen vorwiegend den vorspringenden Leisten des Cytoplasma, was nach Leitgeb[1]) an frischem Material wesentlich deutlicher, als an dem in Alcohol fixirten, hervortreten muss. Die Exine wird, von Anfang an von den Verdickungsschichten der Sporenmutterzelle getrennt, als „tetradeneigene" Haut angelegt. Die Beobachtung derselben ist aber durch ihre eigene, und der Verdickungsschichten der Sporenmutterzelle, starke Quellbarkeit erschwert. Bilder wie unsere Fig. 23 lassen aber über die von Anfang an selbständige Anlage der tetradeneigenen Haut keinen Zweifel, und wenn ein Zweifel doch noch übrig bleiben sollte, so wird er beseitigt, sobald es, etwa in Glycerin von entsprechender Concentration, gelungen ist, den Inhalt der Sporenmutterzelle, mit der Anlage der Exine bedeckt, aus der Sporenmutterzellhaut herauszudrücken (Fig. 24). Die Leisten *der Exine passen genau in die Zwischenräume der Verdickungsmassen* der Sporenmutterzellhaut und sehen im optischen Durchschnitt wie schwach lichtbrechende Zähne aus. Diese Zähne reichen, wie Fig. 23 auch zeigt, nicht bis auf den Grund der die Verdickungsmassen der Sporenmutterzellhaut trennenden Zwischenräume. Bei solchem Sachverhalt könnte die Aussenhaut der Tetrade, wenn sie, der Annahme Leitgeb's gemäss, der sie als Perine bezeichnet[2]), aus der inneren Lamelle der Sporenmutterzellhaut sich differenzirt hätte, auch hier nur aus getrennten Stücken bestehen, nicht aber ein zusammenhängendes Häutchen bilden. Die Fi-

1) l. c. p. 18.
2) l. c. p. 19.

guren 23 und 24 sind noch ungetheilten Sporenmutterzellen entnommen; die Theilung pflegt aber unmittelbar auf dieses Stadium zu folgen. So stammt unsere Fig. 25 bereits aus einer getheilten Sporenmutterzelle. Die gebildeten Scheidewände zeigen nur geringe Dicke, sie setzen an die gequollene Sporenhaut, die Aussenschicht der Exine, an. An Chloralhydrat-Jodglycerin-Präparaten, welche nur geringe Quellung zeigen, verfolgt man nun unschwer im optichen Durchschnitt der Tetrade die Anlage der Innenschicht der Exine. Sie geht als Neubildung aus der Hautschicht der jungen Sporen hervor. Sie erscheint als stark lichtbrechendes Häutchen, das im ganzen Umfang dieser Sporen angelegt wird (Fig. 26). Dieses Häutchen nimmt an Dicke zu. Ausserhalb desselben liegt, scharf abgegrenzt, die weit schwächer lichtbrechende Aussenschicht der Exine. Die Innenschicht folgt dem Contur dieser Aussenschicht. Letztere beginnt hierauf in ihrer Peripherie dichter zu werden. Tetraden, die man auf diesem Entwicklungszustand in Wasser zerdrückt, zeigen leicht, wie unsere Fig. 27 und 28, eine Trennung der peripherischen Theile der Aussenschicht von der Anlage der Innenschicht. Die zwischenliegenden, weniger dichten Theile der Aussenschicht sind verquollen. Auf diesem Entwicklungszustand treten die Sporenanlagen bei Druck auch am leichtesten aus dem Verbande. Die Scheidewände resistiren eben nicht viel mehr wie die inneren Partien der Aussenschicht. Weiterhin nimmt die Dichte der Aussenschicht auch in den inneren Partien zu, gleichzeitig gewinnt die Innenschicht an Dicke und beginnt sich faserig-lamellös zu differenziren (Fig. 29). Diese Differenzirung der Innenschicht ist mit einer Gelbfärbung derselben verbunden. Die Mutterzellhaut wird währenddem gelöst. Jetzt wird die Intine angelegt und damit ist der fertige Zustand der ganzen Sporenhaut, wie ihn unsere Figur 30 zeigt, alsbald erreicht.

Vom Augenblick der Theilung bis zur Fertigstellung der Tetrade nimmt ihr Durchmesser über das Doppelte zu.

Die sogenannten Proteïn-Reactionen sind aus der Exine von Sphaerocarpus leicht zu erzielen, und zwar sowohl bei Salpetersäure-Ammoniak-, als auch bei Millon's-Behandlung. Die Gelb- respective Rothfärbung treten freilich ausgeprägt nur an der Aussenschicht der Exine auf, da die braune Färbung der Innenschicht an reifen Sporen die Reaction verdeckt. Chlorzinkjodlösung färbt die Innenschicht der Exine dunkler, die Aussenschicht heller gelbbraun, während die Intine schön violett hervortritt. In der Chlorzinkjodlösung quillt zugleich die Aussenschicht der Exine etwas und setzt nun besonders scharf gegen die Innenschicht ab. Auf jüngeren Entwicklungszuständen ist mit Chlorzinkjodlösung schwache Blaufärbung auch der Sporenmutterzellwand zu bewirken, so auch färben sich die jungen Scheidewände und die in der Anlage begriffene Aussenschicht der Exine. In der Innenschicht der Exine konnte ich auf keinem Entwicklungzustand Blaufärbung bewirken.[1]) In Kalilauge nehmen die beiden Schichten der Exine gelbe Färbung an, was an der inneren wiederum besonders hervortritt. Eau de Javelle desorganisirt nach längerer Einwirkung die beiden Schichten der Exine vollständig, so dass nur ein körniger Detritus zurückbleibt. Die Intine zeigt sich intact erhalten. Chromschwefelsäure schmilzt an ganzen Sporen zunächst die Aussenschicht der Exine ab, auf Querschnitte angewandt greift sie im Allgemeinen zunächst auch die Aussenschicht an, doch ziemlich ungleichmässig, alsbald beginnt sich die Wirkung auch auf die Innenschicht zu äussern.

Wie die vorausgehende Schilderung gezeigt hat, differirt Sphaerocarpus von Riccia glauca wesentlich nur in der Zeit, zu welcher die einzelnen Entwicklungsvorgänge sich

---

1) So auch Leitgeb l. c. p. 21 u. 18.

abspielen; was diese Vorgänge hingegen selbst anbetrifft, so lassen sie sich durchaus in Parallele ziehen. Bei Sphaerocarpus wie bei Riccia glauca beginnt die Entwicklung mit derselben Art der Verdickung, in dem einen Falle der Sporenmutterzellhaut, in dem andern der Specialmutterzellwände. Dann folgt die Anlage der Aussenschicht der Exine, die bei Sphaerocarpus weniger resistenzfähig gegen äussere Eingriffe als bei Riccia sich zeigt. Da auch diese Aussenschicht der Exine bei Sphaerocarpus vor der Theilung der Sporenmutterzelle angelegt wird, so kann sie der Tetrade nur gemeinsam zukommen. An diese Aussenschicht setzen die Scheidewände der Tetrade an. Hierauf erst folgt die Bildung der Innenschicht der Exine, nunmehr im Umfang der einzelnen Sporen. Die Aussenschicht der Exine bildet eine homogene Haut; die Innenschicht erfährt nachträglich eine faserig lamellöse Differenzirung. Manche Erscheinung spricht für einen Aufbau der Aussenschicht aus einer Reihe apponirter Lamellen, während allem Anschein nach die Innenschicht der Exine, einmal angelegt, nur durch Substanz-Einwanderung an Dicke zunimmt. Daher auch die Cellulose-Reaction in der Aussenschicht, die an der Innenschicht nicht zu gewinnen ist. Ein nicht unbedeutendes Flächen- und Dickenwachsthum ist übrigens auch an der Aussenschicht der Exine nach Anlage der Innenschicht zu constatiren und kann nur durch Substanz-Einwanderung erfolgen. Dabei erlangt diese Aussenschicht auch grössere Dichte und zugleich die Reactionen cutinisirter Substanzen. Dass die Aussenschichten der Exine hier und bei Riccia einander entsprechen, ist wohl ohne weiteres klar: es hat nur eine Verschiebung in der Entwicklungszeit stattgefunden. Diese Aussenschicht hier als Perine zu bezeichnen, geht aus denselben Gründen wie bei Riccia nicht an. Protexine könnte sie heissen, doch zog ich es vor, sie auch hier, als Aussenschicht, zur Exine zu

ziehen. Maassgebend waren für meine Entscheidung dieselben Gründe, die ich bei Riccia entwickelt und will ich nur noch daran erinnern, dass bei Osmunda die Exine, die für gewöhnlich die einzelnen Sporen umgiebt, gelegentlich noch vor der Theilung der Sporenmutterzellen angelegt wird und dann, wie hier bei Sphaerocarpus, der ganzen Tetrade gemeinsam zukommt.

Einige Hautbildungen bei Peronosporeen, Chytridieen, Volvocineen, Desmidiaceen und Mucorineen, sowie die Gallertbildung bei Conjugaten und Diatomeen.

Während ich die Aussenschicht der Exine, oder die Protexine, der eben behandelten Lebermoose, nicht als Perine kann gelten lassen, ist als solche die Hülle auszusprechen, die um die Oogonien verschiedener Peronosporeen gebildet wird. Denn nach de Bary ist es das umgebende „Periplasma", welches sich in den gedachten Fällen zu einer die reifen Oosporen eng umschliessenden, derben, meist intensiv braunen Membran, mit verschiedenen chrakteristischen Sculpturen entwickelt.[1])

Ebenso würde es sich, den Angaben Alfred Fischer's nach, um Perinen an den „Stachelkugeln" gewisser parasitisch in den Saprolegnieen lebender Chytridieen handeln. Bei diesen soll der sehr eigene Fall vorliegen, dass eine Perine um die in Betracht kommenden Sporangien von dem Protoplasma des Nährwirthes gebildet wird.[2]) Alfred Fischer

1) Zuletzt in Vgl. Morph. u. Biol. der Pilze, Mycetozoen und Bacterien. 1884. p. 146. Das Nähere in Beitr. zur Morph. u. Physiol. der Pilze. IV. Reihe. 1881. p. 63.

2) Alfred Fischer, Untersuchungen über die Parasiten der Saprolegnieen, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIII, 1882. p. 286.

giebt beispielsweise bei Olpidiopsis an[1]), dass um das mit glatter Membran versehene Sporangium sich Protoplasma des Wirthes sammelt und zur Bildung des Stachelbesatzes aufgebraucht wird. Die Stacheln sollen auf die ursprüngliche glatte Membran „niedergeschlagen" werden. Bei Rozella entstehen die Stacheln, nach Fischer, als glänzende Punkte in der Plasmaumhüllung, in gleichen Abständen am Umfange der Dauerspore ansetzend. Mit ihnen zugleich soll eine zweite äussere Membran „ausgeschieden" werden, welche an der reifen Spore den Stachelbesatz trägt.[2])

Ein günstiges Object für das Stadium mit Stacheln besetzter Eisporen bot sich mir in Volvox Globator dar. Bei Betrachtung fertiger Eisporen, die mit stacheliger Exine und glatter Intine versehen sind, erwacht leicht die Vorstellung, die Stacheln seien auch hier, in ähnlicher Weise etwa wie am Pollen der Malvaceen, aus der Oberfläche einer zunächst glatten Haut hervorgewachsen. Das ist aber nicht der Fall, vielmehr liegt hier wieder ein neuer Modus der Ausbildung von Auswüchsen an freien Zellen vor. — Nach der Befruchtung umgiebt sich die Eispore mit einer glatten, homogenen Haut, die rasch ziemliche Dicke erlangt (Taf. IV, Fig. 63.) Hierauf beginnt der Plasmakörper der Eispore sich an seiner Oberfläche auszubuchten und diesen Ausbuchtungen gemäss die weiche Haut zu gestalten (Fig. 64). Die kegelförmigen Vorsprünge des Plasmakörpers und übereinstimmend auch der Exine, nehmen an Höhe zu (Fig. 65, 66 und 67) und werden schliesslich zu ansehnlichen, spitz auslaufenden Stacheln (Fig. 67). Währenddem wächst die Haut in die Dicke. Haben die Stacheln die definitive Höhe erreicht, so werden sie mit derselben glashellen Substanz, aus

1) l. c. p. 316.
2) l. c. p. 333.

welcher die Membran auch sonst besteht, ausgefüllt. Gleichzeitig zieht sich der Plasmakörper zurück und rundet sich ab. Ist dies geschehen, so erfolgt die Bildung einer zweiten, ziemlich starken Haut, die überall der Stachelschicht dicht anliegt, doch unschwer sich von derselben trennen lässt und als Intine bezeichnet werden kann. Diese Intine ist völlig glatt, undeutlich lamellös (Fig. 68). Zerdrückt man die entsprechend reife Eispore, so dass sie einen Theil ihres Inhalts entleert, so löst sich stets, so wie es in Fig. 69 zu sehen, die Intine, sich etwas contrahirend, von der Exine ab. — Bei Volvox minor scheint überhaupt in den reifen Sporen die Intine von der Exine getrennt zu sein. Letztere ist zum Unterschied von Volvox Globator glatt.[1])

Dass die Eispore von Volvox Globator zunächst glatt ist, hat bereits Ferdinand Cohn angegeben.[2])

Eine Blaufärbung der glashellen, sonst durchaus nach Cellulose aussehenden Haut mit Chlorzinkjodlösung gelingt nicht, die äusserste Lamelle, welche die Stacheln überzieht, wird gelblich, die Intine etwas bräunlich gefärbt. Aehnlich verhält es sich bei Anwendung von Jod und Schwefelsäure. In dieser Beziehung stimmt, wie aus den Angaben von Kirchner hervorgeht, auch Volvox minor mit V. Globator überein.[3]) Congoroth färbt die Sporenhaut nicht. Mit Kupferoxydammoniak lässt sich die Haut nicht auflösen. In concentrirter Schwefelsäure verquillt sie leicht auf jüngeren Zuständen, zeigt sich resistenter auf älteren. Eine Färbung war weder mit Salpetersäure-Ammoniak, noch mit Millon's Reagens zu erzielen. Es liegt hier somit eine eigene, von

1) O. Kirchner in Cohn's Beitr. zur Biol. der Pfl. Bd. III. p, 97 und Fig. 3, Taf. VI.

2) Festschrift zum 50jährigen Doctorjubiläum von Goeppert. Die Entwicklungsgeschichte der Gattung Volvox, 1875, p. 21.

3) l. c. p. 97.

den bisher behandelten abweichende Modification der Hautsubstanz vor.

Bei aufmerksamer Betrachtung kann man auch in der fertigen Exine noch die ursprünglich ausgebuchteten Membrantheile von der Füllmasse in den Stacheln unterscheiden (Fig. 68). Diese Erscheinung kann bei Salpetersäure-Ammoniak-Behandlung noch deutlicher werden. Mit der Reife werden die Häute etwas lichtbrechender, was, mit der grösseren Resistenzfähigkeit zugleich, auf eine Veränderung der Substanz, vielleicht nur in Folge von Incrustationen, hinweist.

Volvox Globator lässt sich sehr gut mit Alcohol fixiren und ist solches Material für das Studium der Hautausbuchtungen der Sporen mindestens ebenso günstig wie frisches.

In ähnlicher Weise wie an den Eisporen von Volvox Globator entstehen, den Schilderungen de Bary's[1]) gemäss, die Stacheln an den Zygosporen der Desmidiaceen. Ob sich dort in manchen Fällen an die Stachelbildung durch Ausbuchtung der Membran, diejenige durch nachträgliches Auswachsen anschliesst, mag dahingestellt bleiben. Die Erhebungen und Einschnitte, die sich nach erfolgter Zelltheilung an der zunächst glatt angelegten, neuen Zellhälfte ausbilden, haben für gewöhnlich auch keine andere *Entwicklungsgeschichte als die Stacheln der Oosporen von* Volvox Globator[2]), und nur in einem Falle giebt de Bary die Bildung grösserer, von Anfang an solider Prominenzen auf der Aussenfläche der Zellmembran an; es sind das klammerartige Anhängsel, welche die Zellen von Sphaerozosma vertebratum verbinden.[3])

Die langen Hörner an den Zellen der Diatomee Chaeto-

1) Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. 1858. p. 50.
2) Ebendas., p. 44.
3) Ebendas., p. 45.

ceros werden nach Schütt[1]) auch als hohle Gebilde angelegt, während die Stacheln der Dauersporen dort als solide Stäbchen sich erheben.

Nach den Angaben von Vuillemin[2]) würden auch die Erhebungen auf den Zygosporen der Mucorineen so wie diejenigen auf den Oosporen von Volvox Globator entstehen. Bei Mucor heterogamus faltet sich die Membran der jungen Zygospore, der Gestaltung der Sporenkörper folgend, und bildet hohle uhrglasförmige Einsenkungen. Eine ringförmige Verdickung wird an der Basis jeder Erhebung angelegt und färbt sich braun; der Scheitel der Erhebung fährt fort zu wachsen und streckt sich zu einer Spitze oder schwillt zu einem Köpfchen an. Die zwischen den Erhebungen gelegenen Membrantheile wachsen hierauf in die Fläche und wölben sich an einzelnen Stellen zu sternförmigen vielspitzigen Zähnen aus. Die Höhlungen dieser Zähne werden in der Folge ausgefüllt, und die ganze Haut allmählich gebräunt, was eine Substanzeinwanderung in die Membran zur Voraussetzung hat. Die Insertionsstellen der Zygospore bleiben von der Verdickung fast ausgeschlossen und färben sich nur in der Mitte dunkel. Dann werden neue farblose Verdickungsschichten von deutlich lamellösem Bau den gebräunten apponirt, so dass die Zygospore eine dunkle Exine und die dicht anschliessende, farblose Intine aufzuweisen hat. Während die Bildnng der Exine schon 24 Stunden nach der Copulation vollendet ist, nimmt die Fertigstellung der gesammten Hülle noch vier bis sechs Wochen in Anspruch.

Sehr instructiv sind die Vorgänge, die sich bei der Gallertbildung innerhalb der Familien der Conjugaten und Diatomeen abspielen. G. Klebs zeigte, dass diese Gallert-

1) Bot. Ztg. 1888. Sp. 167 u. 178.

2) Bull. de la soc. bot. de France. 1886. p. 330.

massen durch Ausscheidung aus dem Cytoplasma der Zelle hervorgehen.[1]) Paul Hauptfleisch[2]) weist nach, dass die Membran der ausgewachsenen Desmidieen-Zellen in den allermeisten Fällen mit bestimmt angeordneten feinen Porenkanälen versehen ist. Diese Porenkanäle sind durchsetzt von feinen Fädchen, welche einerseits vom Protoplasmaschlauch der Zelle ausgehen, andererseits an der Aussenseite der Poren in kleineren oder grösseren Köpfchen endigen. Diese Fädchen reagiren im Allgemeinen ebenso wie das Protoplasma, meist noch intensiver wie jenes, und können nur als die Zellwand durchsetzende Plasmafäden gelten. Die Gallerthülle, von welcher die Mehrzahl der Desmidieen umgeben ist, bestehen in allen Fällen aus Kappen und Prismen. Dieselben sitzen den Poren der Zellmembran auf und schliessen meist seitlich zu einer continuirlichen Gallertschicht zusammen. Häufig sind die Gallertprismen durchsetzt von Büscheln feiner Fädchen, welche von den Porenknöpfchen ausgehen und bis zur Oberfläche des Gallertprismas sich verfolgen lassen.[3]) Es offenbart sich nach alledem bei den Desmidiaceen eine Beziehung der Gallertmassen zu den Plasmafäden, die an diejenigen Verhältnisse erinnert, die uns bei Bildung der Gallertmassen in den Massulae und den Perinen der Hydropterideen entgegengetreten sind.

Die Wandverdickung der Epidermiszellen.

Im Anschluss an die bei der Entwicklung der Sporen- und Pollenhäute gesammelten Erfahrungen lag es nahe, auch

1) Arbeiten des bot. Instituts in Tübingen. Bd. II, p. 368, 379 u. s. w.

2) Zellmembran und Hüllgallerte der Desmidiaceen. Greifswalder Inaugural-Dissertation. 1888. Sep.-Abdr. aus den „Mittheilungen aus dem Naturwiss. Verein für Neuvorpommern und Rügen“ 1888.

3) Nach der Zusammenstellung bei Hauptfleisch, p. 66 ff.

cutinisirende Membranen vegetativer Zellen in Untersuchung zu ziehen. Wir wollen uns auf die Behandlung einer Anzahl besonders prägnanter Fälle beschränken.

Die Blattepidermis von Ilex Aquifolium hat starke Cuticularschichten aufzuweisen, die sich mit Chlorzinkjodlösung in ihrem inneren Theile rothbraun, in ihrem äusseren Theile gelb färben. Die rothbraunen und die gelben Schichten setzen nach erfolgter Tinction scharf gegen einander ab. Die Cuticula lässt sich hingegen von den äusseren Schichten optisch nicht abgrenzen.[1]) In den Zellen an der Unterseite des Mittelnerven, nur ausnahmsweise an anderen Stellen, ist auch noch eine dünne, sich violett färbende, innere Verdickungsschicht vorhanden. An sehr zarten Schnitten erscheinen die Cuticularschichten radial gestreift. Diese Streifen, die feinen Porenkanälen entsprechen, sind deutlicher in der rothbraunen als in der gelben Schicht.[2]) In Aufsicht zeigt sich die Epidermis der Blattoberseite, in der Richtung des Nervenverlaufs, grob gestreift. Diese Streifen, welche über die Zellgrenzen fortlaufen, erscheinen an Querschnitten als flache Höcker der Cuticularschichten. — An jungen Blättern findet man bereits an der Aussenseite der Epidermiszellen ziemlich starke Verdickungsschichten, die sich aber mit Chlorzinkjodlösung noch violett färben. Durch diese nicht cutinisirten, inneren Wandtheile hindurch wird den äusseren die Substanz zugeführt, welche deren Cutinisirung veranlasst. In dem Maasse, als neue Verdickungsschichten an der Innenseite hinzukommen, wächst auch die Dicke der äusseren, cutinisirten Partien. Dabei stellt man fest, dass die cutinisirenden Verdickungsschichten sich zunächst mit Chlorzinkjodlösung

---

1) Vgl. auch de Bary, Anat. Vergl. Figurenerklärung, p. 82.

2) Vgl. die Abbildung bei Sachs, Lehrbuch. IV. Aufl., p. 35; dieselbe Figur bei de Bary l. c.

rothbraun färben und erst auf einem späteren Entwicklungszustande gelb. An ganz jungen Blättern, welche sich noch um das Vielfache zu vergrössern haben, ist die cutinisirte Aussenschicht sehr dünn und entspricht durchaus dem Wesen einer zarten Cuticula. Doch noch während des stärksten Wachsthums der Blattspreite nimmt die Dicke der cutinisirten Schicht bedeutend zu, und noch bevor dieses Wachsthum vollendet ist, hat die Cutinisirung die ganze Dicke der Aussenwand, bis auf eine innerste, zarte, nicht immer leicht nachweisbare Schicht, ergriffen. So lange die äusseren Cuticularschichten sich noch braun färben lassen, ist es nicht schwer, eine Schichtung in denselben nachzuweisen; weiterhin, wenn sie nur noch gelb in Chlorzinkjodlösung werden, ist dieses sehr schwer. Erwärmt man durch ein fertiges Blatt geführte Querschnitte eine Zeit lang in Kalilauge, ohne letztere aufkochen zu lassen, so ist die Schichtung in den inneren, sich auch im fertigen Zustande braun färbenden Cuticularschichten leicht zu erkennen, während sie in den äusseren nur stellenweise merklich wird. Erst nachdem die Blattspreite ihr Wachsthum vollendet hat, setzt sich die Cutinisirung in den Epidermiszellen auch auf die Seitenwände fort. — An sehr jungen Blättern resistirt die Cuticula nur kurze Zeit der concentrirten Schwefelsäure, ist also nicht sehr stark cutinisirt, wird auch nicht von der concentrirten Schwefelsäure deutlich gebräunt. Rasch nimmt aber, mit fortschreitender Blattentwicklung, ihre Widerstandsfähigkeit gegen concentrirte Schwefelsäure zu und zugleich stellt sich die Braunfärbung durch dieselbe ein. In keinem Falle wollte es gelingen, Holzstoffreaction an den cutinisirten Verdickungsschichten zu erzielen. Mit Fuchsin werden diese Verdickungsschichten ihrer ganzen Masse nach intensiv roth gefärbt. Sie geben auch ausgeprägte Farben-Reactionen, sowohl mit Salpetersäure-Ammoniak als auch mit der Mil-

lon'schen Salzlösung, und zwar gewohntermaassen gelb in dem ersten, roth in dem zweiten Falle.

Bei Cycas revoluta liegt die Sache bekanntlich auch so, dass eine ziemlich starke, cutinisirte Schicht die Epidermis der Blätter fortlaufend deckt, ausserdem jeder Epidermiszelle noch eine starke Verdickungsschicht zukommt, die nach aussen zu von relativ breiten Porenkanälen, die sich am Grunde etwas erweitern, durchsetzt wird. Die Oberfläche wölbt sich über jeder Epidermiszelle ein wenig nach aussen vor: die Cuticularschicht springt, den Scheidewänden entsprechend, nach innen etwas ein. Eine Cuticula lässt sich von der Oberfläche der Cuticularschichten weder optisch, noch chemisch scharf abgrenzen. Eine Schichtung in den Cuticularschichten war nicht objectiv sicher zu stellen; sie verhalten sich so wie die äusseren Cuticularschichten von Ilex aquifolium. Sie werden durch Chlorzinkjodlösung rothbraun tingirt, während die poröse Verdickungsschicht, welche nach innen zu folgt, an völlig ausgewachsenen Blättern sich gelb färbt. Diese innere Schicht ist aber nicht cutinisirt, vielmehr verholzt, wie die prachtvollen Reactionen mit schwefelsaurem Anilin und Schwefelsäure und mit Phloroglucin und Salzsäure zeigen. Die Cuticularschichten geben von Holzstoffreaction auch nicht die Spur. In jüngeren Blättern wird die poröse Innenschicht der Epidermiszellen mit Chlorzinkjodlösung violett gefärbt, entsprechend der Abbildung in Schacht's Pflanzenzelle (l. c. Taf. X, Fig. 13). Die cutinisirten, wie auch die verholzten Membrantheile, geben eine ausgeprägte Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak; die Millon'sche Reaction tritt scharf an den cutinisirten Membrantheilen, nur schwach an den verholzten ein, nur die stärker verholzten Theile zeigen sie dort deutlich, so vor allem die Mittellamellen.

An den Blättern von Aloë spirella hat die Aussen-

wand der Epidermiszellen ziemlich starke Cuticularschichten aufzuweisen, die aber an Dicke hinter dem nicht cutinisirten Theile der Wand zurückstehen. Diese Cuticularschichten springen leistenförmig in die Seitenwände ein, ausserdem haben sie meist an ihrer Innenfläche zapfenförmige Vorsprünge aufzuweisen. Trotz dieser Vorsprünge setzt der cutinisirte Theil scharf gegen den nicht cutinisirten ab. Ein solches Verhalten ist sehr instructiv, weil es zeigt, dass die Cutinisirung sich nicht an den Schichtenverlauf zu halten braucht, verschiedene Lamellen durchsetzen kann, trotzdem scharf abgegrenzte Producte liefert. Die Zäpfchen an dem cutinisirten Theile präsentiren sich in Flächenansicht als ungleich starke, unregelmässig vertheilte Punkte. Da diese Zäpfchen ziemlich weit auseinander stehen, so lassen sich auch auf den Querschnitten die violett gefärbten, nicht cutinisirten Membrantheile leicht zwischen dieselben verfolgen. Chlorzinkjodlösung färbt die ganzen Cuticularschichten hier rothbraun; die Cuticula setzt nicht scharf gegen die Cuticularschichten ab, ist auch nicht mit concentrirter Schwefelsäure zu isoliren. Der letzteren widerstehen vielmehr die ganzen cutinisirten Theile, ohne dass auch dann ein lamellöser Bau in denselben sichtbar würde. Ein solcher ist hingegen mit Kalilauge zu erzielen, wie weiterhin noch gemeinsam für die zu behandelnden Aloë-Arten gezeigt werden soll. Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die Cutinisirung der Aussenwände in der jungen Epidermis sehr rasch fortschreitet und noch während des Flächenwachsthums der Blattspreite erfolgt. Nur eine sehr zarte, innerste, auf Cellulose reagirende Lamelle ist währenddem an der Innenfläche der Cuticularschichten nachzuweisen und erst wenn letztere ihre volle Dicke erreicht haben, findet die Bildung der starken, nicht cutinisirten Verdickungschicht statt. Aus dieser Entwicklungsgeschichte folgt auf das Ueberzeugendste, dass auch hier

bereits cutinisirte Membranen dem Flächenwachsthum des Blattes zu folgen haben, was nur durch Einwanderung neuer Substanzmassen in dieselben möglich ist. Die Bildung der zapfenförmigen Vorsprünge aus der Innenfläche der Cuticularschichten erfolgt ziemlich spät, nachdem die Cellulose-Schichten annähernd ihre volle Stärke erreicht haben. Man möchte fast annehmen, es wäre die die Cutinisirung bedingende Substanz von Porenkanälen aus in die Umgebung eingedrungen, um diese Zäpfchen zu bilden. Diese Annahme wird noch näher gelegt durch die Beobachtungen bei Aloë sulcata, wo die cutinisirten Zäpfchen weit zahlreicher, fast stäbchenförmig gestaltet sind und wesentlich tiefer in die nicht cutinisirten Verdickungsschichten hineinreichen.

Die sehr starken, vielfach beschriebenen Cuticularschichten von Aloë nigricans[1]) färben sich mit Chlorzinkjodlösung weniger dunkel als die Cuticularschichten von Aloë spirella; immerhin an zarten Schnitten noch intensiv genug. Die Cuticula ist auch hier gegen die Cuticularschichten nicht abgesetzt und eine Schichtung der Cuticularschichten nicht zu erkennen. Die Schliesszellen der Spaltöffnungen, im Bau von denjenigen der Aloë spirella kaum verschieden, zeigen innen und aussen am Spalt Verdickungsleisten, die, wie bekannt, im Querschnitt schnabelförmig vorspringen.[2]) Die oberen Verdickungsleisten werden nun durch die Chlorzinkjodlösung hier auch nur hell, wie die Cuticularschichten, die unteren hingegen rothbraun gefärbt. Eben dieselbe rothbraune Färbung zeigt auch die dünne cutinisirte Schicht, welche die Verdickungsleisten innerhalb des Spaltes verbindet und auch die in eine zarte Cuticula auslaufende Cuticularschicht, welche sich von den unteren Leisten aus

1) Vgl. z. B. das Botanische Practicum, II. Aufl., p. 93, Fig. 40.
2) Vgl. die nämliche Abbildung.

an den Wänden der angrenzenden Epidermiszellen innerhalb der Athemhöhle fortsetzt.

Die Cuticularschichten von Aloë spirella geben sehr schöne Farbenreaction, sowohl mit Salpetersäure-Ammoniak, als auch mit der *Millon'schen Salzlösung*. Bei Aloë nigricans tritt die Rothfärbung mit dem Millon'schen Reagens überhaupt nicht, die Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak nur sehr schwach ein. Holzstoff-Reaction war an den Cuticularschichten weder der einen noch der anderen Aloë-Art zu gewinnen.

Aloë verrucosa steht im Bau ihrer Epidermiszellen der Aloë spirella ziemlich nahe, doch mit dem Unterschiede, dass jede Epidermiszelle in ihrer Mitte einen scharf umschriebenen, warzenförmigen Vorsprung besitzt. Mit Chlorzinkjodlösung *behandelte Querschnitte zeigen die inneren* Cuticularschichten besonders dunkel rothbraun, doch auch die äusseren hinreichend intensiv gefärbt. Die Cuticula erscheint auch an in Wasser untersuchten Querschnitten ziemlich gut gegen die Cuticularschichten abgesetzt und lässt sich hier, bei richtiger Behandlung, durch Kalilauge abheben. Dieser Umstand veranlasst mich, auch auf diese Species hier noch einzugehen. Eine Beschreibung und Abbildung derselben findet sich in der Vergleichenden Anatomie von de Bary.[1]) Wie de Bary angiebt, kann man durch längeres Erwärmen in Kalilauge, am besten auf einem Drahtnetze, Präparate bekommen, welche die Cuticula als dünne, körnig erscheinende Haut von den Cuticularschichten abgehoben zeigen.[2]) Kocht man den Schnitt hierauf in Kalilauge, so treten körnig schleimige Massen aus den Cuticularschichten hervor und auch die Cuticula wird in eine solche Masse verwandelt; schliesslich treten die Epidermiszellen seitlich mehr

1) p. 82. Fig. 25.

2) Fig. 25 b.

oder weniger vollständig aus dem Verbande. Die Cuticularschichten der getrennten Epidermiszellen zeigen jetzt deutliche Schichtung und sind durch ausgeprägte radiale Streifung von den inneren Cellulose-Schichten ausgezeichnet. Die inneren Schichten geben demgemäss reine Cellulose-Reaction, die sich in den äusseren Schichten in gelblich schmutzigen Tönen verliert. — Bei Aloë spirella wird bei der nämlichen Behandlungsweise nur an ganz vereinzelten Stellen die Cuticula blasenförmig abgehoben, während dies bei Aloë nigricans überhaupt nicht mehr gelingt. Die übrigen für Aloë verrucosa, beim Kochen in Kalilauge, geschilderten Erscheinungen treten auch bei Aloë spirella und Aloë nigricans ein, wobei die Epidermis der letzteren in den äussersten Cuticularschichten das Cutin weit stärker als in den nachfolgenden festhält. Diese äusserste Lage scheint auch weniger dicht wie die folgenden zu sein, weniger deutlich geschichtet und wie porös. Auffallend ist es, dass im frischen Zustande diese äussersten Schichten gegen die nächstfolgenden nicht abgesetzt sind, während sie sich beim Kochen in Kalilauge so scharf abgrenzen. Die Schichten, aus welchen alles Cutin durch Kochen in Kalilauge entfernt wurde, gelingt es, namentlich mit Jod und Schwefelsäure, violett zu färben. Besonders schön erhielt ich diese Reaction bei Aloë nigricans, wobei die rein blau gefärbten, von Cutin ganz befreiten Verdickungsmassen wiederum scharf gegen die peripherischen, porösen Schichten absetzten, in welchen die Färbung durch schmutzig Blau in Gelb überging.

Bemerkt sei noch, dass bei Behandlung der Cuticularschichten von Aloë-Arten mit Kalilauge, ja selbst bei einem Erwärmen in letzterer, nur eine schwache Gelbfärbung der Cuticularschichten eintritt, welche bei weitem nicht die Intensität derjenigen Gelbfärbung erreicht, die verkorkte Lamellen schon in kalter Kalilauge zu zeigen pflegen.

Sanseviera carnea hat eine zarte Cuticula und schwache Cuticularschichten aufzuweisen. Beide zusammen decken als dünne Haut die Epidermis, nur wenig an den Grenzen der einzelnen Zellen sich einfaltend. Man ist zunächst wohl geneigt, die ganze cutinisirte Haut für die Cuticula zu halten, überzeugt sich aber nach längerem Erwärmen in Kalilauge, dass hier zwischen Cuticula und Cuticularschichten zu unterscheiden ist. Am besten gelingt diese Unterscheidung am Blattrande und der Blattoberseite, während an der Blattunterseite die Cuticularschichten äussert schwach sind. So zählt man an der Blattoberseite drei Schichten, eine für die Cuticula, zwei für die Cuticularschichten ab, während man an der Blattunterseite im besten Falle nur zwei Schichten zu unterscheiden vermag. Die Cuticula widersteht der concentrirten Schwefelsäure besser als die Cuticularschichten. Das ganze cutinisirte Häutchen giebt deutlich Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak. Nur die Cuticula, ohne die Cuticularschichten, setzt sich durch den Spalt zwischen den Schliesszellen bis in die Athemhöhle fort. Sie ist deutlich stärker lichtbrechend als die Cuticularschichten. Mit Fuchsin ist eine intensive Färbung der gesammten cutinisirten Hauttheile zu erzielen, ebenso wie auch bei Aloë spirella; während bei Aloë nigricans diese Färbung in nur sehr geringem Grade erfolgt.

Nur Cuticula ohne Cuticularschichten bietet uns, als typisches Object, die Epidermis an den Blättern von Iris florentina dar. Die Epidermiszellen sind auf ihrer Aussenseite stärker verdickt, reagiren aber auch dort in der ganzen Dicke der Wand auf reine Cellulose. Die Cuticula überzieht als feines fortlaufendes Häutchen, ohne alle inneren Vorsprünge, die Epidermis; sie wird mit Chlorzinkjodlösung gelbbraun gefärbt. Es gilt für diese Cuticula in vollem Maasse das, was de Bary als Charakter einer Cuticula hervorhebt:

sie ist weder mechanisch noch optisch zerlegbar in getrennte, den angrenzenden Zellen entsprechende Stücke. Auch ist an derselben eine Schichtung, selbst mit den stärksten und besten Objectiven, nicht nachzuweisen, was als solche erscheinen mag, ist auf optische Effecte, Beugungsphänomene, zurückzuführen. Diese Cuticula setzt sich auf die Schliesszellen fort und durch den Spalt in die Athemhöhle, wo sie die Innenflächen der an die Schliesszellen grenzenden Epidermiszellen deckt. Die beiden im Querschnitt schnabelförmig erscheinenden Leisten am äusseren Spaltrande[1]) sind ihrer ganzen Masse nach cutinisirt; äusserst zart wird die Cuticula innerhalb des Spaltes und in der Athemhöhle, auch an dem schwachen leistenförmigen Vorsprung, den die Schliesszellen an ihrer Innenfläche aufweissen. Verfolgt man die Epidermis nach der Blattkante zu, so findet man an letzterer die Cuticula viel dicker, an ihrer Innenfläche mit rundlichen Höckern besetzt, an den Zellgrenzen deutlich einspringend. Mit Chlorzinkjodlösung nimmt sie hier eine mehr rothbraune Färbung an, was mit ihrer grösseren Dicke zusammenhängt, und es entsteht hier wiederum die Frage, ob man sie ihrer ganzen Dicke nach als Cuticula, oder als eine mit Cuticularschichten combinirte Cuticula aufzufassen hat. Die Celluloseschichten der Epidermiszellen sind auch an den Blattkanten besonders mächtig und geben in ihren äusseren Schichten keine reine Cellulose-Reactionen mehr; zeigen sich dort vielmehr schwach cutinisirt.

Wie die herangezogenen Beispiele lehren, werden die cutinisirenden Partien der Epidermiswände zunächst als Cellulose-Lamellen angelegt und erst weiterhin wandert in diese die Substanz ein, welche die Cutinisirung bedingt. Diese Cutinisirung einer betreffenden Cellulose-Lamelle erfolgt

1) Vgl. die Abbildung beispielsweise in Bot. Practicum. II. Aufl. p. 87.

entweder sehr bald nach deren Anlage, so dass man nur einen schmalen Cellulose-Saum an der Innenfläche der cutinisirenden Wandung vorfindet; oder die Cutinisirung findet erst später statt, nachdem die betreffende Lamelle von zahlreichen andern gedeckt wurde, welche somit von der die Cutinisirung bedingenden Substanz durchwandert werden müssen. Da so oft die Bildung der Cuticularschichten während des Wachsthums der betreffenden Pflanzentheile erfolgt, so muss die zur Cutinisirung bestimmte Substanz auch innere Cuticularschichten passiren, um zu den äusseren zu gelangen und deren Flächenwachsthum zu unterhalten. Denn es sprechen in der That bestimmte Thatsachen dafür, dass die älteren Cuticularschichten nicht einfach gedehnt werden; so vor Allem die Beobachtung, dass ältere Cuticularschichten um so celluloseärmer werden, je stärker sie in die Fläche gewachsen sind. Es hat also in denselben das Cutin im Verhältniss zur Cellulose bedeutend zugenommen, während bei der Dehnung das Verhältniss beider sich hätte gleich bleiben müssen. Die vielfach nachzuweisenden radialen Streifen, welche die Cuticularschichten durchsetzen, geben die Wege an, auf welchen sich die aus dem Zellinnern auswandernde Substanz nach aussen bewegt. Der Umstand, dass die Cutinisirung sich nicht an bestimmte Schichtencomplexe hält, an den Seitenwänden scharf aufhört, und in Gestalt von Vorsprüngen in die nicht cutinisirten Theile hineinragt, weist auf eine ähnliche formbildende Thätigkeit der die Cutinisirung veranlassenden Substanz hin, wie wir sie bei der Ausgestaltung der Sporen- und Pollenhäute gefunden. Es liegt also anzunehmen nahe, dass es auch hier lebendige Bestandtheile des Zellleibes sind, welche in die Membran einwandern, um deren Cutinisirung zu veranlassen. Dass es jedenfalls nicht Cutin ist, das als solches in die Membran eindringt, geht genugsam aus den zahlreichen Fällen hervor, in welchen das Cutin sich nicht

in Membranschichten nachweisen lässt, solche durchsetzt werden müssen, damit die die Cutinisirung veranlassende Substanz an ihren Bestimmungsort gelange. — Die Cuticula ist mit den Cuticularschichten sehr nahe verwandt und vielfach nicht von letzteren verschieden. Sie stimmt besonders mit solchen Cuticularschichten überein, die stark in die Fläche gewachsen sind. Kochende Kalilauge verwandelt dann diese Cuticularschichten, ganz so wie die Cuticula, in grumöse, zähflüssige Massen, ohne eine zusammenhängende Cellulose-Lamelle zurückzulassen. Die Cuticula wächst eben fortgesetzt durch Einlagerung neuer Cutinmassen und das ursprüngliche Cellulose-Gerüst ist in derselben somit bald bis zur Unkenntlichkeit vertheilt. Eben der Umstand aber, dass die Cuticula kein Cellulose-Gerüst zurücklässt, beweist, dass ihr, während ihres Flächenwachsthums, neue Cellulose-Lamellen von innen aus nicht apponirt werden. Es gelten für dieselbe die nämlichen Gesichtspunkte wie für besonders cutinreiche Cuticularschichten. Demgemäss ist auch die Cuticula kein Ausscheidungsproduct, und wenn sie neu an den Wänden der Schliesszellen entsteht, so kommt sie auch dort durch Einwanderung der die Cutinisirung veranlassenden Substanzen in bestimmte Membrantheile zu Stande. Bei ihrer Einwanderung braucht sie sich auch dort nicht an den Schichtenverlauf zu halten und sammelt sich an einzelnen Stellen in grösseren, an anderen in kleineren Mengen an. Da die Cuticula an den Schliesszellen nur geringe Dehnung erfährt, so lässt sie dort auch, wie ich bei Aloë nigricans feststellte, ein dünnes Cellulose-Skelet nach dem Kochen in Kalilauge zurück. Freilich ist dieses Skelet oft nur sehr unvollkommen erhalten, weil jedenfalls sehr viel Cutin hier in eine äusserst dünne Cellulose-Lamelle eingelagert wurde, um dieselbe möglichst widerstandsfähig zu machen. — Der Umstand, dass die cutinisirten Membrantheile mit dem Alter, somit nachträglich, ihre Tinc-

tionsfähigkeit in Chlorzinkjodlösung noch verändern können, wie wir das vornehmlich bei Ilex aquifolium gesehen, scheint dafür zu sprechen, dass weiterhin noch Veränderungen, vielleicht rein chemischer Art, in der cutinisirten Substanz möglich sind. Vielleicht kommen auch Incrustationen in Betracht, welche verändernd auf die betreffenden Substanzen einwirken; doch bestimmte Anhaltspunkte für das eigentliche Wesen dieser Veränderung vermochte ich nicht zu gewinnen. Dass diese Veränderung Folge einer Dehnung sein sollte, ist für Ilex sicher ausgeschlossen.

Es wird aufgefallen sein, dass ich bisher bei Besprechung der Einwirkung der Reagentien auf cutinisirte Membranen der Eau de Javelle gar nicht Erwähnung that. Es hängt damit zusammen, dass diese Einwirkung hier wenig instructiv ist. Auffallender Weise widerstehen nämlich cutinisirte Membranen der Eau de Javelle sehr gut, unvergleichlich besser als Exinen. Blattquerschnitte von Aloë-Arten, von Ilex, Cycas, Sanseviera, Iris, konnten 24 Stunden lang, und länger, ziemlich unverändert in der Eau de Javelle verweilen und reagirten alsdann gegen Chlorzinkjodlösung nicht wesentlich anders wie zuvor. Die in cutinisirten Membranen und die in Exinen vertretenen Substanzen sind einander sicher nahe verwandt, doch nicht identisch und würde es sich doch vielleicht empfehlen, die Substanzen letzterer Art als Exinin zusammenzufassen und von exinisirten Membranen zu sprechen. Cutin und Exinin mögen übrigens durch Uebergangsglieder verbunden sein und, wie die graduellen Verschiedenheiten der Reactionen zeigen, in zahlreichen Modificationen vorkommen.

Die Construction, welche Berthold von dem Bau der Cuticula entwirft, lässt sich nur schwer mit den Thatsachen in Einklang bringen. Die Cuticula soll nämlich auch, den von Berthold postulirten allgemeinen Symmetrieverhält-

nissen eingelagerter Membranen, die als mittlere, innerste Schicht der benachbarten, als zusammengehörig aufzufassenden plasmatischen Systeme zu betrachten sind[1]), sich fügen. Danach soll die Cuticularlamelle beiderseits von einer dünnen verholzten Membranschicht eingefasst sein und sich oft nachweisen lassen, dass die nach aussen gelegene, verholzte Lamelle noch von einer zarten, nicht verholzten Aussenschicht überzogen sei.[2]) Dadurch wären die erwünschten Symmetrieverhältnisse auch an der Peripherie des Pflanzenkörpers hergestellt. Dazu käme ein hypothetischer, im Allgemeinen nicht direct nachweisbarer, plasmatischer Ueberzug auf der äusseren Seite der Oberhaut[3]), der freilich bald, besonders an den in der Luft befindlichen Pflanzentheilen, der Desorganisation anheimfallen dürfte. Dieser von Berthold entwickelten Construction wird in keinem Falle genügt. Eine der von ihm besonders oft citirten Pflanzen, die seine Auffassung stützen soll, ist Sanseviera carnea.[4]) Bei dieser will er, an der Blattepidermis, die Einfassung der Cuticularlamelle durch zwei verholzte, besonders schön gesehen, und mit Anilinsulfat, sowie mit Phloroglucin und Salzsäure nachgewiesen, zugleich auch noch die Existenz eines äusseren, farblos bleibenden Streifens der Membran festgestellt haben. Wir mussten hingegen constatiren, dass bei Sanseviera carnea eine dünne Cuticula und an deren Innenfläche schwache Cuticularschichten vorhanden sind, und beide wohl die Cutin-Reaction, nicht aber die Spur der erwähnten Holzstoff-Reaction geben.

Aus dem Umstande, dass Substanz in die Cuticularschichten einwandert, um deren Wachsthum zu bewirken,

---

1) Studien über Protoplasmamechanik, p. 15.

2) l. c. p. 40.

3) l. c. p. 42, 43.

4) l. c. p. 40.

erklärt sich uns auch hinlänglich die Thatsache, dass die Cuticula, respective die Cuticularschichten, so oft gefaltet erscheinen. Bei passiver Dehnung derselben wäre das nicht möglich, wohl aber, wenn denselben ein actives Wachsthum zukommt. Dieses active Wachsthum ist auch den Cuticularschichten eigen und so erklärt es sich, dass dieselben, auch wo sie während des Wachsthums eines Organes, wie etwa eines jungen Blattes, in grösserer Stärke ausgebildet werden, dieses Wachsthum nicht hindern.

Die Verdickung der Korkzellen.

Der Bau der Korkzellen und die Suberin-Reactionen sind aus v. Höhnel's[1]) und neuerdings auch Van Wisselingh's[2]) Arbeiten so gut bekannt, dass ich hier weitläufigere Untersuchungen nicht für nöthig hielt. Ich suchte nur einige entwicklungsgeschichtliche Daten für den Gang der Verkorkung zu gewinnen. Als ein mir geeignet scheinendes Object wählte ich Cordyline rubra für diese Untersuchung aus. Die Korkzellen derselben gehören nämlich zu den grösseren ihrer Art und lassen unschwer zwischen je zwei Zellen die fünf von v. Höhnel unterschiedenen Membranschichten erkennen: die verholzte Mittelschicht, die zwei ihr anliegenden Korkschichten, und die nunmehr folgenden Celluloseschichten. Behandelt man zarte Querschnitte mit Chlorzinkjodlösung, so findet man, dass die in der Phellogenzelle auftretende, tangentiale Theilungswand sich zunächst violett färbt. Sie verholzt aber sofort, noch bevor eine secundäre

1) Ueber den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Stzber. d. Wien. Akad. math. nat. Cl. Bd. LXXVI, p. 507.

2) Archives néerlandaises des Sciences exactes et naturelles. 1888. T. XXII, p. 253, Sur la paroi des cellules subéreuses.

Verdickungsschicht ihr apponirt wird. Zugleich mit ihr verholzen auch die Radialwände der neu angelegten Zelle, während deren Aussenwand, d. h. die vorletzt angelegte tangentiale Theilungswand, in diesem Processe schon vorausging. Die secundäre Verdickungsschicht bildet sich nun im Umkreis der ganzen Zelle, und zwar als zarte Lamelle aus, die es mir nicht gelang, violett zu färben, welche vielmehr gleich nach ihrer Anlage Suberin-Reactionen giebt. Nach v. Höhnel sollen die Korklamellen Cellulose enthalten und bei entsprechender Behandlung aus denselben ein Cellulose-Skelet zu gewinnen sein.[1] Dem widerspricht aber Van Wisselingh,[2] und in der That muss es mir auch, nach den entwicklungsgeschichtlichen Daten, fraglich erscheinen, ob die als Anlage der Suberinschicht auftretende Membranlamelle wirklich aus Cellulose bestehe. Allem Anschein nach wird bei Cordyline rubra keine weitere verkorkende Lamelle der ersten apponirt, vielmehr wächst die zuerst angelegte, durch Einwanderung der suberinbildenden Substanz, bis zur definitiven, immerhin nur geringen Stärke heran. Hierauf erst folgt die Bildung von neuen Lamellen, die nicht verkorken, in diesem Falle auch nicht verholzen, und die tertiären Verdickungsschichten bilden. — Noch instructiver als mit Chlorzinkjodlösung ist die Behandlung mit Kalilauge. Man stellt hier wieder fest, dass die Mittellamelle verholzt, noch bevor die Bildung der secundären Verdickungsschicht um die Zelle erfolgt; letztere bleibt im ersten Augenblick ihrer Entstehung in Kalilauge farblos, gewinnt aber sehr rasch die Eigenschaft, sich gelbbraun zu färben. Erst nachdem dies geschehen, wird die tertiäre Cellulose-Schicht angelegt.[3] —

1) l. c. p. 544, 545 etc.

2) l. c. die Zusammenfassung, p. 279.

3) So giebt auch schon Baranetzki an, Ann. de sc. nat. Bot. VII. Sér., Bd. IV, p. 182, dass bei Paulownia imperialis, Hedera Helix,

Die Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak und die Rothfärbung mit dem Millon'schen Reagens treten mit dem Augenblicke auf, wo die Verholzung der Scheidewand erfolgte. Diese Reaction zeigt sich nicht an der tertiären Cellulose-Schicht, auch nicht an den unverholzten, an das Periderm grenzenden Rindenzellen.

Dass die verkorkte secundäre Verdickungsschicht der Korkzellen auch aus zahlreichen Lamellen bestehen kann, das zeigt in exquisiter Weise das Periderm von Cytisus Laburnum, wo es in der verkorkten Verdickungsschicht, namentlich der stark verdickten Aussenseite der Zellen, leicht ist, die einzelnen Lamellen zu unterscheiden.[1] Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass auch hier die Verkorkung der neu angelegten Lamellen sehr rasch erfolgt und überhaupt die Dickenzunahme der Wand sehr schnell vor sich geht. Aehnlich, wie wir das bei den cutinisirten Verdickungsschichten von Ilex Aquifolium gefunden, stellt sich hier bei Chlorzinkjod-Behandlung mit dem Alter der Verkorkung ein Farbenwechsel ein, die jüngeren Korkzellwände werden rothbraun, die älteren nur noch gelb gefärbt. Die tertiäre Verdickungsschicht ist dünn und in diesem Falle verholzt, so dass sie eine ähnliche Chlorzinkjod-Reaction wie die Korkschicht giebt, in älteren Korkzellen dunkler wie jene gefärbt erscheint. Mit Salpetersäure und Ammoniak nehmen die Korkzellen hier rothbraune Färbung, mit Salpetersäure allein intensiv gelbbraune Färbung an; eine Rothfärbung mit Millon'schem Reagens war an denselben nicht zu erzielen.

Der Eau de Javelle widerstehen die verkorkten Zellwände weniger gut als die cutinisirten. Nach 24stündiger

---

Nerium Oleander, die tertiäre Cellulose-Schicht in den Korkzellen, erst nach Verkorkung der secundären Schicht, gebildet wird.

1) Vgl. auch v. Höhnel, l. c. p. 545 und Taf. I, Fig. 5.

Einwirkung war aus den dünnsten Stellen der Schnitte durch das Periderm von Cytisus Laburnum alles Suberin verschwunden, während Cordyline letzteres mit weit grösserer Energie festhielt. Die Korkzellen von Cytisus Laburnum zeigten nach solcher Behandlung besonders deutlich die Schichten; die Dichte der Lamellen hatte in auffallender Weise abgenommen, die tertiäre Schicht war leicht zu unterscheiden.

Wie aus der gegebenen Schilderung folgt, ist die Entscheidung der Frage, ob die Substanzen, welche die Verkorkung bewirken und das Wachsthum der verkorkenden Membranen veranlassen, lebendiger Zellinhalt sind, auf Grund directer Beobachtung nicht zu fällen. Die zur Wahrnehmung gelangenden Erscheinungen können sowohl nach der einen wie nach der anderen Seite hin zu Deutungen verwerthet werden, und wenn etwas auch hier für die Annahme einer vermittelnden Thätigkeit von lebendiger Substanz spricht, so ist es vor Allem die Aehnlichkeit der hier und bei der Cutinisirung entstehenden Producte.

Diese Producte stimmen auch in ihrem eigenthümlichen optischen Verhalten überein. Auf dieses eigenartige Verhalten und die Veränderung, welche dasselbe durch entsprechende Behandlung erfahren kann, gehe ich hier aber nicht ein, da diese Erscheinungen nicht in directen Zusammenhang mit den uns beschäftigenden Problemen zu bringen sind. Ich begnüge mich daher auf die neuerdings publicirte Abhandlung von H. Ambronn über diesen Gegenstand hinzuweisen.[1])

---

1) Ueber das optische Verhalten der Cuticula und der verkorkten Membranen. Ber. d. deut. bot. Gesell. 1888. p. 226.

Die Verholzung.

Die Verholzung erfolgt, soweit meine Erfahrungen reichen, in ziemlich übereinstimmender Weise, die wir an dem bekannten Beispiel des Kiefernholzes[1]) hier verfolgen wollen. Die im *Cambium auftretenden* Scheidewände werden durch Chlorzinkjodlösung violett gefärbt und noch leichter ist diese Färbung an den radialen Wänden in der Cambiumschicht festzustellen, vornehmlich wenn man Material aus alten Stämmen, deren Cambium bekanntlich durch besonders starke Radialwände ausgezeichnet ist, in Untersuchung nimmt. An diesen Radialwänden färbt sich beiderseits das Grenzhäutchen dunkler als die Mittelschicht. In dem Maasse, als die radialen Wände der Cambiumzone sich von der Initialschicht entfernen, werden sie dünner. Die schwächer lichtbrechende, sich mit Chlorzinkjod weniger intensiv färbende Substanz scheint aus ihrem Innern zu schwinden, so dass die beiderseitigen Grenzhäutchen in Berührung treten und schliesslich eine ihrer ganzen Dicke nach gleichmässig das Licht brechende Wand bilden. Nur an den Stellen, wo drei bis vier Zellen aneinander stossen, bleibt von der Mittelsubstanz etwas erhalten. Die Wandung der jungen *Tracheïde* wird zuerst durch Lamellen verdickt, die es wohl besser ist, als primäre Verdickungsschicht noch mit zur primären Wandung zu zählen, da sie weiterhin übereinstimmend mit dieser verändert werden. Dann beginnt die secundäre Verdickung, deren Lamellen sich weiterhin verschieden von den zuerst gebildeten erhalten, und welche die als secundäre Verdickungsschicht unterschiedene Wandverdickung bilden. Sobald die secundäre Verdickungsschicht die primäre zu decken beginnt, fängt letztere an, sich mit Chlorzinkjodlösung schmutzig grün

---

1) Vgl. hierzu Bau und Wachsthum der Zellhäute, p. 41, dort die Litteratur.

zu färben und geht diese Färbung weiterhin rasch in gelb über. Im Herbstholz erfährt die primäre Wandung, nach Sanio[1]), diese Veränderung sogar noch vor Beginn der secundären Ablagerung, und zwar zunächst in den Ecken, wo die Zwickel liegen. Ich war früher geneigt, diese Zwickel auf die Mittelschicht der Radialwände der Cambiumzellen zurückzuführen, überzeuge mich aber jetzt, dass diese in nur sehr geringem Maasse zu der Substanz der oft sehr stark entwickelten Zwickel beitragen. Es ist vielmehr diejenige Substanz, welche die chemische Umwandlung der primären Tracheïden-Wände bewirkt, die dort, wo drei bis vier Tracheïden aneinander stossen, besonders reichlich einwandert und den Zwickel erzeugt. Die starke Ausbildung der Zwickel erfolgt daher auch erst mit der Verholzung; denn auf eine solche kommt es thatsächlich hier heraus. Man hat früher diese primären Wände und Zwickel für cutinisirt gehalten, weil sie sich gegen Reagentien nicht unwesentlich resistenter als die verholzten secundären Verdickungsschichten zeigen, doch hat bereits v. Höhnel nachgewiesen, dass es sich hier nur um eine besonders hochgradige Verholzung handelt.[2]) In der That geben die primären Wände die Holzstoff-Reaction mit Anilinsulfat und mit Phloroglucin-Salzsäure noch bedeutend intensiver wie die secundären Verdickungsschichten. — Die secundäre Verdickungschicht wird in zahlreichen, sehr dünnen Lamellen apponirt, welche rasch auf einander folgen.[3]) Die jeweilig innerste Lamelle erscheint stärker lichtbrechend und bildet so das Grenzhäutchen. Wie man vornehmlich an den Chlorzinkjod-Prä-

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IX, p. 66.

2) Oesterr. bot. Zeitschrift, Jahrgang 1878, Nr. 3, und Stzber. d. Wien. Akad. der Wiss. math. naturwiss. Cl. Bd. LXXVI. 1877. p. 686 u. a. a. O.

3) Vgl. dagegen Russow, Bot. Centralbl. 1883. Bd. XIII. p. 36

paraten feststellen kann, beginnt die Verholzung der secundären Verdickungsschicht erst, wenn letztere ihre volle Ausbildung erreicht hat. Sie stellt sich zunächst auch meist in den Ecken ein und breitet sich von da über die übrige Wand aus; an der dem Stamminnern zugekehrten Wand ist sie meist etwas weiter als an der entgegengesetzten gediehen. Die älteren Lamellen verholzen vor den inneren, doch schreitet der ganze Vorgang rasch nach dem Innern zu fort. Den optischen Erscheinungen nach zu urtheilen, gewinnt die secundäre Verdickungsschicht durch die Verholzung wesentlich an Dichte, während eine merkliche Dickenzunahme der Wand nicht festzustellen ist. Von Bedeutung ist jedenfalls der Umstand, dass auch die Verholzung, ähnlich wie die Cutinisirung, sich in ihrem Fortschreiten an den Lamellenverlauf nicht zu halten braucht. Denn wenn hier auch schliesslich gewisse Lamellencomplexe ganz verholzen, so sehen wir doch die Verholzung von bestimmten Stellen des Complexes aus sich über denselben seitlich verbreiten. Das ist aber auch leichter unter der Annahme einer Substanzeinwanderung zu begreifen, als etwa unter der Voraussetzung, dass die Lamellen mit dem Alter auf rein chemischem Wege, unter dem Einfluss bestimmter, schon eingeleiteter Prozesse verändert würden. Auf die secundäre Verdickungsschicht folgt noch die Anlage der sogenannten tertiären. Dieselbe sticht freilich oft nicht merklich von der secundären Verdickungsschicht ab[1]), ist aber in anderen Fällen, so namentlich in den Herbsttracheïden, zu einem deutlich abgegrenzten Häutchen entwickelt. Bei der Bildung dieser innersten Verdickungsschicht schwindet der Primordialschlauch der Tracheïde. Die Hautschicht desselben geht in der Bildung der letzten Cellulose-Lamelle auf, geringe Reste des Körnerplasma bleiben

1) Vgl. auch Russow, Separat-Abdruck aus der neuen Dörptschen Zeitung. 1881. p. 28.

als isolirte Körnchen an der Zellwand haften. Die tertiäre Verdickungsschicht verholzt für gewöhnlich und zwar noch bei lebendigem Zellleib, ja sie ist oft stärker als die secundäre Verdickungsschicht verholzt, in manchen Fällen bleibt sie hingegen unverholzt, so dass man sie an einzelnen Stellen des alten Holzes mit Chlorzinkjodlösung violett färben kann. Dass eine solche unverholzt gebliebene tertiäre Verdickungsschicht nachträglich noch sollte verholzen können, möchte ich nicht ohne Weiteres annehmen, da die angeführten Gründe darauf hinweisen, dass auch die Verholzung unter dem Einfluss des lebendigen Zellleibes erfolgt. Die chemische Natur einer solchen Zellwand mag aber thatsächlich durch spätere Infiltrationen noch mehr oder weniger verändert werden, wie sich der Splint auch nachträglich verändert, wenn er zum Kernholz wird, wohl vornehmlich unter dem Einfluss von Stoffen, die aus den im Absterben begriffenen Markstrahlzellen sich verbreiten. Dass in den Tracheïden vielfach die tertiäre Verdickungsschicht unverholzt bleibt, mag eben damit zusammen hängen, dass auf deren Bildung das Absterben des Zellinhalts zu rasch folgte, die Zeit zu deren Verholzung unter dem Einfluss lebendiger Substanz somit fehlte.

Die verholzten Zellen geben sowohl die Gelbfärbung mit Salpetersäure-Ammoniak, wie die Rothfärbung mit Millon'schem Salze. Die Intensität dieser Reaction ist je nach dem einzelnem Falle verschieden und kann im Holze mit sogenannter differenzirter Verdickung[1]) eine sehr bedeutende werden. Im Basttheil ist die Reaction im Allgemeinen nur schwach, am schwächsten im Cambium. Je leichter und intensiver die Blaufärbung der betreffenden Theile mit Chlorzinkjod erfolgt, um so weniger tritt die Millon'sche und die Salpetersäure-Ammoniak-Reaction hervor.

1) Vgl. Zellhautbuch, p. 55.

Behandelt man die Pinus-Schnitte etwa 24 Stunden lang mit Eau de Javelle, so sind die Holzsubstanzen aus den Zellwänden fast vollständig entfernt. Mit Chlorzinkjodlösung wird an solchen Schnitten das ganze Cambium schön violett gefärbt und weil der Inhalt aus den Zellen gleichzeitig herausgelöst wurde, so erscheinen solche Präparate auch besonders für das Studium der Tüpfel-Entwicklung geeignet. Die zuvor verholzten Elemente werden auch jetzt durch Chlorzinkjodlösung gelbbraun, doch wenig intensiv gefärbt, eine Gelbfärbung mit Anilinsulfat ist aber nur in schwachem Maasse und so auch nur schwache oder überhaupt keine Violettfärbung mit Phloroglucin-Salzsäure zu erzielen. Salpetersäure-Ammoniak und Millon's Salz rufen jetzt auch nur wenig intensive und zwar annähernd übereinstimmende gelbe Tinctionen hervor. In dem Siebtheile färben sich mit Chlorzinkjodlösung jetzt alle Elemente violett und zwar mit bedeutender Intensität; es fällt zugleich auf, dass die innerste zarte Verdickungsschicht der Gerbstoff und Krystalle führenden Schläuche verkorkt ist: sie verhält sich durchaus übereinstimmend mit den verkorkten Lamellen der weiter nach aussen folgenden Peridermblätter. Bei Cordyline rubra werden, wie bei diesem Anlass bemerkt sei, die Holzsubstanzen so vollständig aus den Gefässbündeln und dem secundären Grundgewebe entfernt, dass alle Elemente derselben mit Chlorzinkjodlösung violette Färbung annehmen. Durch die Entfernung der Holzsubstanzen aus den primären Wänden der Korkzellen wird bei Cordyline stellenweise deren Violettfärbung ebenfalls ermöglicht. Dieselbe Entfernung der Holzsubstanzen aus den primären Wänden der Korkzellen hat bei Cytisus Laburnum zur Folge, dass sich die Zellen innerhalb der primären Wände von einander trennen.

Nach der gegebenen Schilderung kann somit als wahrscheinlich gelten, dass auch der Vorgang der Verholzung

durch lebendige Substanz bewirkt wird, die in die Membran eindringt, um dort die Holzstoffe zu liefern. Wie bei der Cutinisirung, lässt sich dann auch hier noch das Argument ins Feld führen, dass die Substanzen, welche die Verholzung bedingen, kaum als solche in die Membran eintreten können, da während der Verholzung äusserer Membranschichten, innere, welche durchsetzt werden müssen, keinen Holzstoff aufweisen.

Der lamellöse Bau, die Schichtung und Streifung der Membranen.

Für das Dickenwachsthum geschichteter Zellmembranen durch Anlagerung neuer Membranlamellen glaube ich in meinem Zellhautbuche zahlreiches Beweismaterial bereits beigebracht zu haben. Auf experimentellem Wege ist in letzter Zeit das gleiche Wachsthum von G. Klebs[1]) und Fr. Noll[2]) durch eingehendes Studium der Entwicklungsgeschichte und an fertigen Bastzellen auch von G. Krabbe[3]) sicher gestellt worden. Fr. Noll konnte an den durchsichtigen Zellschläuchen von Derbesia und Bryopsis durch directe Messungen ausserdem nachweisen, dass eine nachträgliche Verdickung älterer Membrantheile bei diesen Pflanzen nicht stattfindet.[4]) Die fertiggestellten Membranlamellen ausgewachsener Theile des Körpers nehmen dort an Dicke nicht zu; an Orten ausgiebiger Streckung ist hingegen ein Dünner-

---

1) Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten, Unters. a. d. Bot. Instit. in Tübingen. Bd. II, p. 373.

2) Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesell. Bd. XV.

3) Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVIII, p. 346.

4) l. c. p. 136.

werden der Membran sogar zu constatiren. Eine Verdickung durch Intussusception ist auf Grund dieser Versuche, für die angeführten Pflanzen. nach Noll, somit ausgeschlossen und auch für deren Verlängerung ist die Intussusception höchst unwahrscheinlich gemacht.[1]) Nur die Annahme, „dass eine innere, dünnste Lamelle durch Intussusception wachse und der, diese Dicke jeweilig überschreitende äussere Theil aufhöre zu wachsen, ist noch nicht ausgeschlossen, wird aber durch die directen Beobachtungen an den Vegetationspunkten lebender Derbesien und Bryopsis nicht bestätigt."[2])

Ich habe die schön geschichteten Membranen älterer Körpertheile von Bryopsis plumosa und von Derbesia Lamourouxii auf zarten Querschnitten mit Reagentien behandelt und auch auf solchem Wege keine Reactionen erhalten können, die Anhaltspunkte für die Annahme einer nachträglichen Substanzeinwanderung in die einmal angelegten Membranlamellen gewährt hätten. Dieses Ergebniss stimmt somit gut zu den directen Resultaten der Messung. Bryopsis war dabei mit Chlorzinkjodlösung schön blau zu färben, während die Membran von Derbesia farblos blieb.

Um nunmehr auf die Untersuchungen von Krabbe einzugehen, so haben dieselben zunächst, in Uebereinstimmung mit Dippel's[3]) und meinen[4]) älteren Behauptungen ergeben, dass wo immer zwei Streifensysteme in der Membran einer Bastzelle vorhanden sind, dieselben auch verschiedenen Schichten angehören, und dass eine Kreuzung in derselben Schicht, wie sie von Naegeli angenommen und theoretisch verwerthet wurde, nicht stattfindet.[5]) In Uebereinstimmung mit meinen

1) l. c. p. 137.
2) l. c. p. 139.
3) Abh. d. Senckenb. Gesell. Bd. XI. 1879. p. 154 ff.
4) Zellhäute, p. 64 ff.
5) Krabbe, l. c. p. 354 ff.

älteren Angaben findet Krabbe[1]), dass die Verdickung der Sklerenchymfasern, die Krabbe als Bastzellen bezeichnet, durch Apposition successive aus dem Protoplasma neu gebildeter Lamellen vor sich geht, und dass die sich aus irgend welchen Ursachen gegen einander absetzenden Schichten einer Zellwand aus solchen Lamellen bestehen. Das gilt auch für ganz homogen erscheinende Schichten, die aus einer Mehrzahl auf einander gelagerter Lamellen hervorgegangen sein können. Die Vereinigung der Lamellen ist alsdann eben eine so innige, dass sie nicht mehr als solche unterschieden werden können. Besonders instructiv und beweisend sind die Membranverdickungen, welche ältere, local erweiterte Sklerenchymfasern der Asclepiadeen und Apocyneen aufweisen.[2]) Da sieht man oft nach einander gebildete Membranlamellen durch deutliche Zwischenräume von einander getrennt, so dass sie unmöglich durch Differenzirung und ebenso wenig durch Intussusceptionswachsthum aus einander hervorgegangen sein können. Bei Euphorbia palustris ist in den Enden älterer Sklerenchymfasern stets eine grössere oder geringere Anzahl durch Zwischenräume getrennter Membrankappen, die sich weiter ab- respective aufwärts vereinigen und in ihrer Gesammtheit die Verdickungsschichten der Wand bilden, zu sehen. In diesem Falle ist auch sicher zu constatiren, dass ein nachträgliches Intussusceptionswachsthum der angelegten Membranlamellen nicht stattfindet. Denn diese Lamellen sind unter einander gleich dick, ihre Dicke nimmt nach aussen nicht ab und auch an den Seitenwänden, wo sie vereinigt sind, nicht zu. Dort aber, wo die Lamellen sich berühren und durch Zwischenräume von dem Cytoplasma der Zelle nicht getrennt sind, wären die Bedingungen für ein nachträgliches Wachsthum jedenfalls gegeben.

---

1) l. c. p. 369 ff. Zusammenstellung p. 379.

2) l. c. p. 385 ff.

Während aber Krabbe hiermit zu dem Resultate gelangt, dass die Sklerenchymfaserwände durch Apposition neuer Membranlamellen an Dicke zunehmen, und dass die gebildeten Lamellen nicht weiter in die Dicke wachsen, dass hier somit Intussusceptionswachsthum nicht vorliegt, spricht er sich ebenso entschieden dahin aus, dass die localen Erweiterungen, die nachträglich verschiedene Bastzellen erfahren, ohne die Annahme eines Intussusceptionswachsthums nicht zu erklären seien. Bei der Ausbildung solcher localer Erweiterungen handelt es sich um Flächenwachsthum, welches, wie Krabbe zu zeigen sucht, sich auf einfache Dehnung nicht zurückführen lasse.[1]) Man sei vielmehr zu der Annahme eines activen, mit Substanzeinlagerung verbundenen Wachsthums gezwungen, wobei es aber unentschieden bleiben mag, in welcher Weise dieses Wachsthum vom Protoplasma aus angeregt und beeinflusst werde. Läge einfache Dehnung vor, so müssten die Zellwände dem Maasse ihrer Dehnung entsprechend dünner werden, was nicht der Fall ist. Wie man sich aber die Art und Weise der Einlagerung zu denken habe, zieht Krabbe vor, nicht zu erörtern. Nur was das Wachsthumsmaterial betrifft, sei wohl mit Bestimmtheit anzunehmen, *dass es sich hierbei nicht um directe Spaltungsproducte* des Protoplasmas, sondern nur um Lösungen handeln könne; denn bis das Wachsthumsmaterial an seinen Verbrauchsort gelangt, muss es eine Anzahl von Cellulosehäuten passiren und das ist wohl nur möglich, wenn es sich im gelösten Zustande befindet.[2]) Krabbe hält daraufhin die Thatsache der Intussusception über allen Zweifel festgestellt, wogegen G. Klebs in einem Referat der Botanischen Zeitung[3]) Einwände erhebt. G. Klebs meint, dass Intussus-

1) l. c. p. 390 ff.
2) l. c. p. 401.
3) 1888. Sp. 369.

ceptionswachsthum hier schliesslich möglich ist, aber nicht zwingend bewiesen. Es sei nicht einzusehen, warum nicht das Protoplasma an den Stellen die Zellwand dehnbarer machen sollte durch eine chemische Wirkung. Jedenfalls sei eine solche Annahme erlaubt und wenn damit auch vorläufig wenig erklärt ist, so muss man sie doch im Auge behalten da auch in anderen Fällen manches für sie spricht. Jedenfalls sei die Richtigkeit derselben in vorliegendem Falle nicht ausgeschlossen und von einem zwingenden Beweisfall für das Intussusceptionswachsthum könne nicht die Rede sein. — Krabbe glaubt freilich, solche Einwände bereits ausgeschlossen zu haben.[1]) Hier eine Dehnung ohne Volumenabnahme, etwa durch Auseinanderrücken der Molecule anzunehmen, wäre, meint er, unphysikalisch, auch würden diese unmöglichen Annahmen Dichtigkeitsänderungen verlangen, die nicht zu beobachten sind. Aus letzterem Grunde sei auch nicht der Vorgang auf Aenderung in der Quellungsfähigkeit der Cellulose, somit ihres Wassergehaltes zurückzuführen. Auch könne man an eine Aenderung der Dehnbarkeit der in Betracht kommenden Membranstellen unter dem Einflusse bestimmter Ausscheidungen aus dem Protoplasma denken, doch seien das alles Processe, über deren Vorhandensein oder Nichtvorhandensein man direct oder indirect Aufschlüsse zu gewinnen im Stande sei. Nach Krabbe's Erfahrungen sollen sich Aenderungen in der Festigkeit local erweiterter Sklerenchymfasern erst in sehr alten Stadien bemerkbar machen, wenn das Protoplasma bereits abzusterben beginnt. Dann pflegt nämlich bei Dehnungen ein leichteres Zerreissen einzutreten, jedoch nicht an den Erweiterungen, sondern stets an den dünn gebliebenen Regionen.[2])

---

1) l. c. p. 400.
2) l. c. p. 401.

Die Spiralstreifung der Schichten in den Sklernechymfasern führt Krabbe auf eine nachträgliche Differenzirung homogener Häute zurück.[1]) Diese Häute sollen zunächst keinerlei Structur erkennen lassen, wie man sie auch immer behandeln mag. Im Uebrigen nimmt Krabbe, übereinstimmend mit Dippel's und meinen Angaben an, dass in den in Betracht kommenden Flächen Schraubenbänder vorliegen, die durch mehr oder weniger deutliche Contactflächen von einander getrennt werden, und nicht abwechselnd substanzärmere und substanzreichere Schichten, respective Spiralstreifen, im Sinne Nägeli's. Die Zeit, in welcher die Differenzirung in Streifen erfolgt, soll früher oder später eintreten und nicht unbedeutenden individuellen Schwankungen unterworfen sein. In den Sklerenchymfasern des Oleanders kann es vorkommen, dass die zweite Schicht bereits deutliche Spiralstreifung besitzt, während die innerste, ungestreifte Schicht erst in einer Lamelle vorhanden ist; aber es giebt auch Fälle, wo die innerste ungestreifte Schicht schon in beträchtlicher Dicke vorhanden ist, während die zweite Schicht noch nichts von einer Spiralstreifung zeigt. Ausser der Spiralstreifung beobachtet Krabbe auch noch eine „Querlamellirung" in den Wänden der Sklerenchymfasern[2]), die nicht durch Contactflächen zu Stande kommt, sondern auf wirklicher Substanzverschiedenheit der Cellulose beruht. Bei der Flächenansicht einer Zelle treten die fraglichen Lamellen als hellglänzende Linien von messbarer Dicke in der Zellwand hervor, sie brechen also das Licht stärker und sind demnach substanzreicher als die Grundmasse der Zellwand. Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass auch diese Querlamellirung, wie die Spiralstreifung, erst das Pro-

---

1) l. c. p. 405.
2) l. c. p. 409.

duct späterer Differenzirungsvorgänge ist; denn sie kommt erst in einem bestimmten Entwicklungszustande der Zellen zum Vorschein. Sind die Zellen alt genug, dann zeigt jede Schicht Querlamellirung. Eine eigenthümliche Erscheinung ist, dass diese Querlamellen der Membranschichten mit dem Alter der Zellen allmählich wieder verschwinden, und zwar mit Rücksicht auf die einzelnen Membranschichten genau in der Reihenfolge wie sie entstanden sind, also in der Reihenfolge von aussen nach innen. Da die Querlamellirung auch an den Erweiterungen im Schwinden ist, oder fehlt, so kann sie nicht auf Rissen beruhen, denn diese könnten unter solchen Umständen nur deutlicher werden.

Am Schluss seiner Untersuchungen hebt Krabbe zunächst hervor, dieselben hätten das wichtige Resultat ergeben, dass die nachträgliche Veränderung einer Cellulosehaut nicht blos auf passiver Dehnung, Einlagerung heterogener Substanzen, oder auf Modificationen in der Quellung beruhe. So lange die Zellen noch Protoplasma führen, seien auch ihre Cellulosehäute Aenderungen unterworfen, die zum Theil wenigstens nur durch nachträgliche, innere Differenzirungsprozesse, oder Einlagerung gleichartiger Substanz, zu erklären sind. Damit lässt sich auch eine Betheiligung der Intussusception an der Dickenzunahme der Zellwände a priori nicht in Abrede stellen. Es wäre, meint Krabbe, auch mehr als sonderbar, wenn eine Substanz, wie die Cellulose, die für eine grosse Anzahl heterogener Substanzen in ihrem Inneren Platz hat, ihren eigenen Molecülen stets den Eintritt verweigern sollte. Apposition und Intussusception könnten sehr wohl gleichzeitig stattfinden. Krabbe möchte, auf Grund seiner Untersuchungen, noch einen dritten Process annehmen, der seiner Meinung nach in keiner Beziehung weder zur Apposition, noch zur Intussusception steht, dies sei die Neubildung einer Cellulosehaut, ein Vorgang, der ohne directe Mit-

wirkung des lebenden Protoplasma nicht zu erklären ist.[1]) Wieso Krabbe sich veranlasst sieht, diesen Vorgang als einen neuen Process hinzustellen, ist mir ebenso wenig wie G. Klebs[2]) verständlich. Scheint es mir doch, dass Schmitz[3]) sowohl als ich, den lamellösen Bau der Zellwände aus der Neubildung von Celluloselamellen aus Plasmahäutchen bereits abgeleitet haben.

Ich nahm Veranlassung, die von Krabbe geschilderten Verhältnisse nachzuuntersuchen und kann die thatsächlichen Angaben seiner Arbeit nur bestätigen. Nerium Oleander, Asclepias Cornuti, Linum usitatissimum, Euphorbia palustris und Urtica dioica dienten mir zur Beobachtung, ausserdem noch Vinca major. Bei den Gesichtspunkten, die mich leiteten, war es von Bedeutung, auch die mikrochemische Reaction eingehender, als dies von Krabbe geschah, in Betracht zu ziehen. Zahlreiche, möglichst genaue Abbildungen von Membranlamellen, die zu Messungen verwendet wurden, führten auch mich zu der Ueberzeugung, dass ein nachträgliches Dickenwachsthum derselben hier nicht stattfinde. Sehr instructiv sind in dieser Beziehung die getrennten Lamellen an den Enden der Sklerenchymfasern von Euphorbia palustris und der local erweiterten Stellen in den Sklerenchymfasern von Nerium Oleander. Für diese Lamellen kommt die Annahme eines Intussusceptionswachsthums nicht in Betracht. Damit deckt sich gut, dass alle die angeführten Sklerenchymfaserwände dauernd typische Cellulose-Reaction behalten und nicht die Spur der an das Verhalten von Proteïnsubstanzen erinnernden Reactionen aufweisen. Solche Reactionen treten uns hingegen gleichzeitig an den verholzten Elementen der-

1) l. c. p. 412.

2) Bot. Ztg. 1888, Sp. 371.

3) Stzber. d. Niederrh. Gesell. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn 6. Dec. 1880.

selben Präparate entgegen, besonders prägnant beispielsweise bei Urtica dioica. Die mikrochemischen Reactionen geben somit auch keine Anhaltspunkte für die Annahme einer Substanzeinwanderung für die der Messung unterworfenen Lamellen. Nun zeigte aber Krabbe, dass bei den localen Erweiterungen, welche ältere Sklerenchymfasern, besonders schön diejenigen von Nerium Oleander, erfahren, die Zellwände nicht entsprechend dünner werden, und sprach sich dahin aus, dass diese Erscheinung ohne Annahme von Intussusceptionswachsthum gar nicht zu erklären sei. Eine Substanzzunahme innerhalb der Lamellen muss in der That an den Stellen localer Erweiterung angenommen werden, denn nichts weist auf eine Abnahme der Dichte in diesen Lamellen hin. Es lag nun nahe, zunächst zu prüfen, ob nicht auf mikrochemischen Wege eine Substanzeinwanderung in die Wandung dort sich würde nachweisen lassen. Das ist nun durchaus nicht der Fall. Die Wände an den erweiterten Stellen reagiren, sowohl im fertigen Zustande, als auch während der Ausbildung der Erweiterung, ebenso wie an anderen Orten. Da nun, nach den Ergebnissen der Untersuchung, eine Substanzeinwanderung an den Stellen der Erweiterung in die Membrantheile angenommen *werden muss, so frägt es sich, warum der mikrochemische* Nachweis dieser Einwanderung hier nicht gelingt. Das hängt jedenfalls damit zusammen, dass das Product der Einwanderung Cellulose ist. Auch in anderen Fällen spricht ja Alles dafür, dass es nicht das in die Membranen eingewanderte lebendige Plasma ist, sondern dessen Producte, welche wir mikrochemisch nachweisen. Das geht ja schon aus dem Umstande hervor, dass die wachsenden Membranen bereits vielfach mit den fertigen in ihren Reactionen übereinstimmen, während wir doch nur in ersteren lebendiges Cytoplasma annehmen können. Auch haben wir ja zahlreiche Beispiele

kennen gelernt, in welchen eine innere Membranschicht von bestimmter Substanz durchwandert werden muss, damit die Ernährung einer äusseren Membranschicht erfolge, diese Substanzen aber in der inneren Schicht mikrochemisch nicht nachzuweisen sind, weil sie eben dieselbe als lebendiges Cytoplasma durchsetzen und erst innerhalb der äusseren Membranschicht, in ihren Producten, nachweisbar werden. Auch in den anderen Fällen ist es somit nicht das lebendige Cytoplasma, respective die hyaloplasmatischen Bestandtheile desselben, dessen Nachweis in der wachsenden Membran uns gelingt. Es könnte daher sehr wohl auch in den wachsenden Stellen der localen Erweiterungen der Sklernechymfasern, Hyaloplasma sein, das in die zu ernährende Membran eindringt, ohne als solches durch die angewandten Mittel nachgewiesen zu werden und ohne in diesem Falle auch in seinen Producten sich kenntlich zu machen, weil diese Cellulose sind. Freilich bleibt hier aber auch die andere Möglichkeit offen, nämlich die Annahme einer Ernährung der Membran durch aus dem Cytoplasma ausgeschiedene, in die Membran eintretende Cellulose. Neue, specifische Structuren können, meiner Ueberzeugung nach, nur unter Betheiligung lebendiger Substanzen entstehen; hier aber, wo es sich nicht um Ausbildung neuer derartiger Structuren, sondern nur um Massenzunahme handelt, wäre letztere nach Art von Incrustationen, unter Aufnahme gleichwerthiger Substanz, wohl möglich. Dass bei Anlage neuer Scheidewände und neuer Membranlamellen Cytoplasmaplatten es sind. die sich direct in Cellulose verwandeln, haben wir genugsam erfahren; somit hätte auch der Process einer Bildung neuer Cellulosetheilchen aus eingewandertem Cytoplasma in schon angelegten Membranen zunächst mehr thatsächliche Stützen, als die Annahme einer directen Cellulose-Ausscheidung. Immerhin

könnten beide Vorgänge neben einander bestehen. Krabbe[1]) meint, „es wäre mehr als sonderbar, wenn eine Substanz wie die Cellulose, die für eine grosse Anzahl heterogener Substanzen in ihrem Innern Platz hat, ihren eigenen Molecülen stets den Eintritt verweigern sollte.“ Wollen wir eine Ausscheidung von Cellulose in flüssiger Form aus dem Cytoplasma und die Bildung fester Cellulosemolecüle aus derselben im Innern der Membranen annehmen, so wäre in der That auch ein Wachsthum derselben im Krabbe'schen Sinne möglich.

Specifische Structuren, wie sie etwa Sporen- und Pollenhäute aufweisen, können wir nur unter Betheiligung der lebendigen Substanz, welche die Trägerin der erblichen Eigenschaften ist, entstanden denken; wenn somit nachträgliche Structurveränderung ohne Betheiligung der lebendigen Substanz in den Sklerenchymfaser-Wänden sich abspielen sollten, so müssten dieselben rein physikaliche Ursachen haben. Zunächst sei hervorgehoben, dass die von Krabbe angeführten Thatsachen richtig sind. Die Verdickungsschichten der in Betracht kommenden Sklerenchymfasern erscheinen zunächst im Querschnitt wie in der Flächenansicht homogen, und hierauf erst bildet sich die Spiralstreifung (um bei dieser zunächst zu bleiben) durch Auftreten von Grenzflächen aus. Sollte diese Spiralstructur ganz unabhängig vom Cytoplasma sich differenzirt haben? Das nimmt Krabbe selbst nicht an, er hebt vielmehr hervor: wie jede der vom Protoplasma erzeugten Cellulosehäute eine individuelle Einheit bilde „die sich auch im Charakter der später eintretenden Differenzirungsvorgänge zu erkennen giebt.“ Auch fügt er hinzu, dass zwischen der Bildung einer rechts gestreiften und links gestreiften Schicht der Protoplasmakörper eine ziemlich tief-

1) l. c. p. 411.

gehende Veränderung, resp. Umstimmung erfahren haben muss.[1]) Die Spiralstreifung sei aber trotzdem das Resultat später eintretender Differenzirungsvorgänge. Hieran ändert sich nichts, meint Krabbe, auch wenn man annehme, dass die constituirenden Theilchen einer Membran bereits bei der Anlage der letzteren eine Anordnung in spiralig verlaufende Reihen bekommen. Denn immerhin seien spätere Differenzirungsvorgänge erforderlich, damit aus diesen Molecularreihen einzelne Schraubenbänder entstehen, die durch mehr oder weniger deutliche Contactflächen von einander getrennt sind.[2]) Ich meinerseits meine nun, dass wenn die von Krabbe statuirte Structur der Membranschichten bei der Anlage hier angenommen wird, weiterhin rein mechanische Vorgänge, wie etwa Volumenabnahme durch Wasserverlust, die Ausbildung von Trennungsflächen und somit der sichtbaren Structur zur Folge haben könnte. Ich erlaube mir, daran zu erinnern, dass ich seiner Zeit nachweisen konnte, dass eine ganz ähnliche Streifung, wie die hier für die Sklerenchymfasern in Betracht kommende, innerhalb der Tracheïden des Kiefernholzes sich bereits in der Anordnung der Körnchen des Primordialschlauches zu erkennen giebt.[3]) In den Tracheïden-Wänden des Coniferenholzes ist also die Streifung sicher auf das Verhalten des Cytoplasma bei der Membranbildung zurückzuführen. In den Sklerenchymfasern dürfte es auch nicht anders sein. Dass die in der Membran angelegten Structuren hier aber erst auf späteren Zuständen sichtbar werden, ist jedenfalls sehr instructiv und ergänzt in werthvoller Weise die von mir gesammelten Erfahrungen. — Die Querlamellirung, die nachträglich in den Membranen der Sklerenchymfasern sich einstellt, könnte andererseits ver-

1) l. c. p. 414.
2) l. c. p. 405.
3) Zellhautbuch, p. 51, und Taf. III, Fig. 25, 26.

anlasst werden durch das Vorhandensein von Stellen abweichender Dichte, die schon bei der Anlage verschieden, erst in Folge weiterer Veränderung, etwa stärkerer Incrustationen, ihre Verschiedenheit optisch offenbaren. Möglich übrigens, dass die Ursache dieser Querlamellirug auch eine völlig andere ist. In einem Präparat mit älteren Sklerenchymfasern, das ich der Einwirkung von Salpetersäure-Ammoniak ausgesetzt hatte, waren nämlich die queren Streifen durch das Reagens nicht unwesentlich verstärkt worden und liessen nun zum Theil deutlich erkennen, dass sie einer schwachen Einfaltung der Membranlamellen, die sich quer durch die ganze Dicke der Waud sogar fortsetzen kann, ihre Entstehung verdanken. Eine durch das Dickenwachsthum bedingte, vielleicht nur zeitweise Verkürzung älterer Gewebetheile könnte somit die in Betracht kommende Querstreifung zur Folge haben.

Bei der Kappenbildung in den localen Erweiterungen der Sklerenchymfasern wird, wie Krabbe gezeigt hat, vielfach Cytoplasma zwischen den aufeinander folgenden Membrankappen eingeschlossen. Daraus folgt, dass in solchen Fällen es nicht die äusserste Protoplasmaschicht sein konnte, welche die Membranlamelle erzeugte.[1]) Diese Erscheinung ist ganz instructiv, schliesst im Uebrigen durchaus an die bei jeder Zelltheilung, Vielzellbildung und freien Zellbildung zu beobachtenden Vorgänge an: denn auch dort liegen die neu gebildeten Membranen innerhalb des Plasmakörpers. Krabbe hebt auch hervor, dass die genannte, in den Sklerenchymfasern beobachtete Erscheinung beweise, „dass während der successiven Ausbildung der einzelnen Kappen keine Contraction des Plasmakörpers stattfindet, wie es bei der Pollenbildung und in anderen Fällen zu geschehen pflegt."[2]) Dazu

1) Krabbe, l. c. p. 418.
2) Ebendas.

muss ich bemerken, dass die Angaben über Contractionen bei der Pollenhautbildung, und in anderen dergleichen Fällen, unzutreffend sind, und dass es sich dort nicht anders als bei der Bildung der Membranlamellen der Sklerenchymfasern verhält. Auch wo eine neu entstehende Membranschicht von den zuvor gebildeten getrennt bleiben soll, wird sie in Contact mit denselben angelegt und sind es somit andere Ursachen als der mangelnde Contact, welche ihre Selbständigkeit veranlassen.

Membranfalten.

Ich habe früher angegeben, dass die Membranfalten, wie sie in Blumenblättern, bei Spirogyren u. dgl. zu beobachten sind, als Leisten angelegt werden.[1]) Diese Angabe war mir nunmehr etwas fraglich geworden und doch konnten meine erneuerten Untersuchungen dieselbe nur bestätigen. Freilich wird jetzt die Deutung, die ich dem Vorgang gab, auf Grund anderweitiger Erfahrungen etwas modificirt werden müssen.

Die Faltungen in den Epidermiszellen der Blumenblätter sind inzwischen eingehender von Hiller[2]) und Köhne[3]) studirt worden. Für unsere Zwecke wird die Betrachtung eines prägnanten Beispiels genügen. Ich wähle als solches Clarkia pulchella. Die Seitenwände der gestreckten Epidermiszellen der Petala dieser Pflanze sind zickzackförmig hin und her gebrochen und bilden an den einspringenden Kanten stark entwickelte Falten. Die Falten sind am Grunde verengt, auch wohl völlig geschlossen, so dass sie im opti-

1) Zellhautbuch p. 196 ff.

2) Ber. d. deut. bot. Gesell. 1884. p. 21 und Jahrbuch f. wiss. Bot. Bd. XV. 1884. p. 421.

3) Ber. d. deut. bot. Gesell. 1884. p. 24.

schen Durchschnitt wie Oesen erscheinen.[1]) Das Innere der Falte ist mit Luft erfüllt. Nach aussen werden die Falten von der Cuticula überspannt, welche die ganze Epidermis fortlaufend deckt. Diese Cuticula zeigt eine parallele Streifung, welche der Längsachse der Zellen folgt. Die Streifen sind regelmässig geschlängelt und erscheint ihr Verlauf in keiner Weise durch die Falten an den Seitenwänden der Epidermiszellen beeinflusst. Wie die Entwicklungsgeschichte lehrt[2]), erfahren die Seitenwände der Epidermiszellen zunächst eine zickzackförmige Brechung. Thatsächlich wird es bereits schwer, sich das zu dieser Brechung führende Flächenwachsthum der Seitenwände anders als durch Einlagerung von Substanz in dieselben zu denken. Jede der einspringenden Kanten beginnt hierauf zu einer Leiste auszuwachsen. Diese Leisten sind ziemlich stark lichtbrechend, im Innern solid. Man kann sich hiervon leicht an frischen und an den mit Reagentien behandelten Präparaten überzeugen. Die Ausbildung der Leiste erfolgt erst relativ spät, in weit entwickelten Blüthenknospen. Man nimmt für die Untersuchung ein Stück eines hinreichend alten Kronenblattes, bringt es auf einen Tropfen der auf ihre Einwirkung zu prüfenden Flüssigkeit und zerdrückt es nun stellenweise mit einem Glasstab. Durch dieses Zerdrücken wird die anhaftende Luft von dem Präparat entfernt, die Verdickungsleisten hier und dort vollständig freigelegt und der Beobachtung unmittelbar zugänglich gemacht. In Wasser leiden die Leisten nicht wesentlich, auch nicht an den freigelegten Stellen, quellen dort nur etwas auf, was ihr Studium erleichtert. Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese Leisten zunächst solid sind und dass sie als ziemlich gleich dicke, weiterhin an der Innenkante etwas an-

1) Vergl. das zutreffende Bild bei Hiller, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XV. Taf. XXII, Fig. 6.

2) Vergl. auch Hiller, l. c. p. 427 ff.

schwellende Vorsprünge in die Erscheinung treten. Dass sie solid sind, zeigt am besten die Behandlung mit Kalilauge, in der sie rasch von aussen nach innen abschmelzen. Die übrigen Theile der Seitenwände resistiren der Kalilauge besser. In Eau de Javelle schwinden rasch die Leisten und alsbald auch alle übrigen, nicht cutinisirten Theile der Epidermiswand. Chlorzinkjodlösung und auch Millon's Reagens rufen ein Verquellen dieser Wand ohne Farbenänderung hervor und ebenso auch Salpetersäure-Ammoniak. Vorsichtige Anwendung verdünnter Salpetersäure ruft eine instructive Quellung der Leisten hervor. Es fehlen die Marken für eine sichere Entscheidung der Frage, ob das Wachsthum der Leisten durch Einwanderung von Substanz, oder durch Anlagerung entsprechend schmaler Lamellen an der Innenkante erfolgt. Eine solche Anlagerung erscheint mir nicht unwahrscheinlich, doch wenn sie auch stattfinden sollte, kann es nur im Verein mit Substanzeinwanderung geschehen. Für einen bedeutenden Reichthum an eingewanderten hyaloplasmatischen Substanzen spricht ja auch die geringe Resistenzfähigkeit der Leisten gegen Eau de Javelle. Letzteres Verhalten gilt, wie wir gesehen haben, auch für die übrige Epidermiswandung, bei der wir uns aber auch das ausgiebige Flächenwachsthum schwerlich anders als mit Zuhilfenahme einwandernder Substanzen vorstellen können. Ganz sicher muss es sich um Substanzeinlagerung bei der weiteren Entwicklung der Leisten zu Falten handeln, denn damit ist eine Erweiterung der Leisten an ihrer Innenkante verbunden, die durch Apposition nicht zu Stande kommen könnte. Augenscheinlich wird die ganze Oberfläche der Leiste zuletzt stärker ernährt, wodurch Spannungen entstehen, welche zu einer Continuitäts-Unterbrechung im Innern und so zur Ausbildung der innern Hohlräume führen. Dieses Oeffnen der Falten findet erst kurz vor dem Aufblühen, und während desselben, statt. Dabei

nimmt die Grösse der Kronenblätter etwa im Verhältniss von 3 zu 4 in der Längsrichtung, von 3 zu 5 in der Breite zu. Entsprechend wachsen die Massen der einzelnen Zellen an. Während dieser Grössenzunahme dringt Luft in das Innere der Falten ein. Eine Erweiterung der Falten findet aber auch nach dem Aufblühen noch statt, wobei die Kronenblätter etwa um ein Siebentel an Länge und Breite zunehmen. An der fertigen Membran ist mit Chlorzinkjodlösung Blaufärbung unschwer zu erzielen und verhalten sich hierbei die Falten nicht anders wie die übrigen Membrantheile. Gemeinschaftlich resistiren sie jetzt auch der Kalilauge, wobei sich die Wände an den Oesen nur etwas lichtbrechender zeigen. In Millon's Salz und Salpetersäure-Ammoniak erfolgt auch jetzt keine Färbung. Eau de Javelle löst die Wand nicht mehr; nach längerer Einwirkung derselben wird die Blaufärbung mit Chlorzinkjod um so leichter. — Die Streifung der Cuticula ist schon vor Beginn der Leistenbildung auf den Epidermiszellen vorhanden. Bei weiterem Wachsthum der Kronenblätter prägt sich die Zeichnung schärfer aus, wobei die Streifen seitlich auseinander geschoben werden. Sie weichen aber von ihrem ursprünglichen Verlauf dabei nicht ab. Auch dieses beweist, falls ein weiterer Beweis noch nöthig wäre, das die Falten als Neubildung den Seitenwänden der Epidermiszellen aufgesetzt werden. Denn eine so starke Einfaltung, von der Seitenwandung selbst ausgeführt, müsste, da ein Gleiten derselben längs der Aussenwand kaum anzunehmen ist, eine entsprechende Verschiebung der Cuticularstreifen zur Folge haben.

Nicht anders wie in Blumenblättern werden die Falten an den Endflächen der Zellen von Spirogyren ausgebildet. Ich hatte jetzt Gelegenheit, eine ziemlich dicke, 0,033 mm Durchmesser messende, mit nur einem Schraubenbande versehene, wohl zu Spirogyra Weberi gehörige Form zu unter-

suchen und die Entwicklung der Falten dort zu verfolgen. Die Falten werden schon während der Scheidewandbildung, bei der Zelltheilung, angelegt. Während bei Spirogyren ohne „zurückgeschlagene" Zellenden die in Bildung begriffene, in das Zellinnere vordringende Scheidewand sehr dünn ist, zeigt sie hier wesentlich grössere Dicke und erscheint auch stärker lichtbrechend. Sie wächst zunächst an ihrer Innenkante als einfache Leiste fort, hat sie aber den Verbindungsschlauch[1]) zwischen den beiden Schwesterkernen erreicht, so beginnt sie, von ihrer Innenkante aus, nach zwei Seiten hin weiter zu wachsen. Sie folgt hierbei der gewölbten Oberfläche des Verbindungsschlauches, sich derselben genau anschmiegend. Es zeigt somit der optische Durchschnitt der vordringenden Scheidewand jetzt das Bild einer in das Zellinnere ringsum gleich tief eingedrungenen, T-förmigen Leiste. Von der Mitte des Daches dieser T-förmigen Figur aus setzt sich die Scheidewand alsbald rechtwinklig wieder fort, bis dass der ganze Querschnitt der Zelle durchsetzt ist. Das Chlorophyllband pflegt erst im letzten Augenblick durchschnitten zu werden. — Die relativ grosse Dicke der in Bildung begriffenen Wand, ihre starke Lichtbrechung, endlich der sehr auffallende Umstand, dass das Cytoplasma nicht allein um ihre Innenkante, sondern an ihrer ganzen Oberfläche angesammelt bleibt, das Alles scheint zu zeigen, dass hier mit der Anlage der Scheidewand eine starke Ernährung derselben, wohl durch Substanzmassen, die in ihr Inneres eindringen, bewirkt wird. Die bandförmig erweiterte Stelle an der Scheidewand nimmt nach ihrer Anlage noch an Breite zu. Dieses Wachsthum hält auch nach Abschluss der Scheidewandbildung noch an. Dementsprechend sieht man auch feinkörniges Cytoplasma um die

1) Vergl. über diesen: Histologische Beiträge, Heft I, Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreich, nebst einem Anhang über Befruchtung. 1888. p. 18.

bandförmige Erweiterung und innerhalb des von derselben umschriebenen Raumes längere Zeit noch angesammelt. In diesem Cytoplasma ist lebhafte Körnchenströmung zu beobachten. Ein bevorzugtes Wachsthum der Aussenflächen der so ernährten Theile mag Spannungen und schliesslich eine Spaltung im Innern veranlassen und so zur Bildung der beiden eingestülpten Falten führen. Der Spaltungsvorgang beginnt, noch bevor die bandförmige Erweiterung ihre volle Breite erreicht hat. — Bekanntlich stülpen sich diese eingeschlagenen Falten nach aussen vor, wenn die Zellen aus dem Verbande treten. Diese Trennung kann man leicht künstlich durch Druck auf den Faden bewirken. Dabei werden die Aussenschichten der Zellhaut durchbrochen und die Falten wölben sich gegen einander vor. Irgend eine Mittellamelle *ist zwischen denselben nicht wahrzunehmen*, im Gegensatz zu den Spirogyren ohne eingefaltete Zellenden, welche bekanntlich eine solche Mittellamelle bei der Trennung abstossen.[1])

Der Cellulose-Ring in den sich theilenden Zellen von Oedogonium tumidulum sieht einer unter dem Einfluss von Reagentien gequollenen Faltenanlage in den Blumenblättern von Clarkia pulchella so ähnlich, dass die Annahme einer gleichen Entwicklung schon von vorn herein nahe gelegt wird. In der That entsprechen sich auch diese Vorgänge. Der Ring tritt als eine solide, ziemlich dicke, stark lichtbrechende, der Innenschicht der Zellwand aufgesetzte Leiste in die Erscheinung[2]), ganz ähnlich wie die Scheidewand bei Spirogyra Weberi. Diese Leiste nimmt an Höhe zu, schwillt in ihrem dem Zellinnern zugekehrten Theile an, während gleichzeitig sich in ihrem Innern eine dunkle Stelle, als Anlage einer

---

1) Ueber Zellbildung und Zelltheilung. I. Aufl. 1875. p. 57.

2) Vergl. auch Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl. p. 189. Taf. XII, Fig. 43—45, und Bau und Wachsthum der Zellhäute. p. 197.

Spalte markirt. Die weitere Höhenzunahme der Leiste ist mit gleich starkem Dickenwachsthum verbunden, so dass dieselbe in einen Ring von fast kreisförmigem Durchschnitt verwandelt wird. Die Ansatzstelle des Ringes behält annähernd die Dicke der ursprünglichen Anlage bei. Ob das Wachsthum des Ringes auf Einwanderung von Substanz allein beruht, oder der Anlage zugleich neue Lamellen vom Cytoplasma aus apponirt werden, lässt sich nicht entscheiden. Wären so zahlreiche Schichten vorhanden, wie sie Wille abbildet[1]), so müsste wohl Apposition neuer Lamellen stattgefunden haben, da, wie wir auch in dieser Arbeit gesehen, ein solcher lamellöser Bau eine Folge von Anlagerung ist. Doch haben sowohl Pringsheim[2]) wie ich[3]) bis jetzt nur eine äussere dichtere und eine innere weniger dichte Schicht in der Substanz des Ringes unterscheiden können und diese Differenzirung liesse sich ohne Weiteres, aus der stärkeren Ernährung der peripherischen Theile des Ringes erklären.

Fassen wir das über Faltenbildung an Membranen hier Gesagte nunmehr zusammen, so ergiebt sich, dass in der That diese Erscheinung ohne Annahme einer Substanzeinwanderung in die Membranen schwer zu begreifen wäre. Welcher Art die einwandernde Substanz ist, lässt sich hier, ebenso wenig wie zuvor in den Sklerenchymfaser-Wänden, direct entscheiden. Auch hier lassen uns die Reagentien fast vollständig in Stich und kann ich nur die geringe Resistenzfähigkeit junger Falten der Blumenblatt-Epidermis von Clarkia pulchella in Eau de Javelle zu Gunsten einer Einwanderung von Cytoplasma anführen.

---

1) Algologische Mittheilungen, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVIII Taf. XVI, Fig. 25, Text dazu p. 444.

2) Pflanzenzelle, p. 35.

3) Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl., p. 190.

Flächenwachsthum.

Im Anschluss an Schmitz[1]) war ich[2]) bereits zu dem Resultate gelangt, dass beim Scheitelwachsthum bestimmter Algen die Membranlamellen an den Vegetationspunkten fortdauernd gedehnt und gesprengt werden, während in dem gleichen Maasse neue Membrankappen von innen aus der Scheitelwölbung apponirt werden. Noll erweiterte diese Angaben und begründete dieselben auf experimentellem Wege.[3]) Es geschah dies vornehmlich bei Caulerpa prolifera, bei Bryopsis und Derbesia-Arten. Auch zeigte Noll, dass bei Caulerpa, Cladophora, Polysiphonia, auftretende Neubildungen sich nicht anders den Membranen ihrer Ursprungsorte gegenüber verhalten. Besonders lehrreich erschienen die adventiv entstehenden Blatt- und Wurzelauswüchse; die Membran des Ursprungsortes war von denselben gesprengt, und zwar von jungen Sporen wie von einer stumpfen Nadel durchbohrt worden. — Nach diesen Erfahrungen findet somit ein Spitzenwachsthum älterer Membranlamellen durch Intussusception an den untersuchten Objecten nicht statt.

Ob aber alles Flächenwachsthum auf Dehnung, respective Sprengung älterer und Bildung neuer Membranlamellen beruht, muss zunächst noch dahingestellt bleiben. Ist constatirt, dass Membranen durch Einwanderung neuer Substanzen wachsen können, ist es wahrscheinlich gemacht, dass locale Erweiterungen und Faltenbildungen bei manchen Zellhäuten auf ähnlichen Ursachen beruhen, so brauchen derartige Vorgänge auch von denjenigen Wachsthumvorgängen der Membranen, welche mit der Längenzunahme der Zellen verbun-

1) Stzber. d. niederrh. Gesell. f. Natur- und Heilkunde in Bonn. 6. Dec. 1880. Sep.-Abdr. p. 8.

2) Zellhautbuch, p. 189.

3) l. c. p. 121, 132, 152 u. a. m.

den sind, nicht ausgeschlossen zu sein. Bemerkt muss aber werden, dass augenblicklich die Sache so steht, dass bei ergiebigem Flächenwachsthum der Membranen für bestimmte Fälle eine Dehnung und Sprengung der vorhandenen und die Apposition neu gebildeter Membranlamellen sicher gestellt ist, während der Nachweis eines ergiebigen Flächenwachsthums durch Einschaltung neuer Substanztheile in schon vorhandene Lamellen noch zu führen ist.

Der innere Bau und das chemische Verhalten der Membran.

In seinen neuerdings veröffentlichten „Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut"[1]) stellt Wiesner Gesichtspunkte auf, die vielfach die in dieser Arbeit erörterten streifen und welche daher auch eine eingehende Berücksichtigung an dieser Stelle verlangen. Wiesner erblickt den Schwerpunkt seiner Ausführungen vor Allem in dem Umstande, dass durch dieselben „der Charakter der wachsenden Zellwand als lebendes, protoplasmaführendes Gebilde in den Vordergrund gestellt und sowohl die Structur als das Wachsthum und der Chemismus der Zellhaut den analogen Verhältnissen des Protoplasma näher gebracht wird."[2]) So lange die Wand wächst, meint Wiesner, enthält sie lebendes Protoplasma (Dermatoplasma). — Dieser Satz verlangt, wie die in dieser Arbeit niedergelegten Erfahrungen lehren, eine gewisse Einschränkung. Nicht alle Wände wachsen durch Einwandern von Cytoplasma, so vor Allem nicht diejenigen, die durch Apposition neuer La-

1) Sitzber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Jahrg. 1886. Bd. XCIII. p. 17.

2) l. c. p. 62.

mellen an Dicke zunehmen und keine weitere Veränderung erfahren. Sobald an solchen Wänden eine neue Plasmaschicht sich in eine Cellulose-Lamelle verwandelt hat, enthält letztere auch kein lebendes Plasma mehr und dieses wandert unter den gedachten Umständen in dieselbe auch weiterhin nicht mehr ein. Nur von solchen Zell-Membranen, in welchen nachträglich lebendes Cytoplasma einwandert, lässt sich behaupten, dass sie zeitweise lebendigen Inhalt führen. Dann ist es aber für alle Fälle doch nur dieses Plasma, welches lebt, als todt müssen hingegen von Anfang an alle die von ihnen erzeugten Producte gelten. — Die Annahme von Wiesner, dass die Zellhaut einen netzförmigen Bau besitze, dass sie aus kleinen, runden, organisirten Gebilden, die er als *Dermatosomen* bezeichnet, bestehe, dass diese Gebilde, so lange als die Zellhaut wächst, durch zarte Protoplasmazüge verbunden seien, lässt sich durch die directe Beobachtung nicht stützen. Die mikrokokkenartigen Körper, die Wiesner mit Hilfe tief eingreifender Manipulationen [1]) aus Zellwänden dargestellt hat, können schwerlich als die Elemente dieser Zellwände gelten. Im Gegentheil lässt sich mit Bestimmtheit zeigen, dass eine junge, eben angelegte Wand, welche die Wiesner'schen Dermatosomen am ehesten zur Anschauung bringen müsste, unter keinen Umständen etwas von deren Existenz verräth [2]). Daher ich auch keine Bedenken trug, die Bezeichnung „Dermatosomen" [3]) in einem anderen Sinne, nämlich für die wirklich bestehenden Elemente der Zellplatte, aus welchen eine Zellwand hervorgeht,

1) Vergl. l. c. p. 29 ff. Auch Van Wisselingh stellte auf ähnlichem Wege solche „Dermatosomen" her: Sur la paroi des cellules subéreuses, Archives néerlandaises. 1888. Bd. XXII, p. 282 ff.

2) Vergl. auch Strasburger, „Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreich, nebst einem Anhang über Befruchtung". 1888. p. 175.

3) Ebenda, p. 161.

zu verwerthen. Diese Elemente geben bei der Umwandlung der Zellplatte in die Zellmembran ihre Selbständigkeit auf, und speciell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen schlossen jede Möglichkeit einer Zurückführung der Wiesner'schen Dermatosomen auf die Elemente der Zellplatte aus. — Trotz dieser vielfachen Einwände war es sicher ein fruchtbarer Gedanke, den Wiesner mit der Annahme aussprach, dass eine wachsende Membran lebendes Protoplasma enthalte, und hat ja diese Arbeit, nach einer bestimmten Richtung hin, auch thatsächlich seine Annahme bestätigt. — Die von Wiesner aufgestellte, mit seinen übrigen Ansichten in Verbindung stehende Behauptung, dass die Zellwand Eiweisskörper enthalte, hat vornehmlich Veranlassung zu zahlreichen *Controversen gegeben, ist aber auch sicher in ihrer Allgemeinheit unhaltbar.*[1]) *Hingegen hat* Wiesner *jedenfalls* mit Recht darauf hingewiesen, dass die Anwesenheit bestimmter Verbindungen, der sogenannten aromatischen Verbindungen (Benzolabkömmlinge), die in der Zellwand, so auch von Substanzen aus der Classe der Fettkörper, weder auf Infiltrationsproducte noch auf directe Umwandlungsproducte der Cellulose sich zurückführen lasse, dass es sich hierbei vielmehr mit Wahrscheinlichkeit um Producte der Proteïnkörper handle. Diese Producte sind es überhaupt, die, meiner Meinung nach, die auf Eiweiss gedeuteten Reactionen der

---

1) Vergleiche hierzu vornehmlich die Arbeit von Krasser, Untersuchungen über das Vorkommen von Eiweiss in der pflanzlichen Zellhaut, nebst Bemerkungen über den mikrochemischen Nachweis der Eiweisskörper. Stzber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Bd. XCIV, 1886, p. 118, und die sich hieran knüpfende Polemik: G. Klebs, Einige Bemerkungen zu der Arbeit von Krasser etc. Bot. Ztg. 1887. Sp. 697. Alfred Fischer, Zur Eiweissreaction der Zellwand, Ber. d. Deut. bot. Gesell. 1887, p. 424 und 1888, p. 113. Wiesner, Zur Eiweissreaction und Structur der Zellmembran. Ebenda. 1888. p. 33.

Zellwand veranlassen. Wie wir gesehen haben, kommen diese Reactionen nur den cutinisirten, verkorkten und verholzten Zellwänden zu, während die mit Cellulose-Charakter versehenen Zellwände sie überhaupt nicht, oder nur in sehr schwachem Maasse, aufweisen. Da auch die aus dem Cytoplasma eben entstandene Cellulosewand nicht anders reagirt, so muss das an der Verschiedenheit in dem Verhalten der Producte liegen und dieser Umstand mag es veranlassen, dass die characteristischen Reactionen auch in wachsenden Cellulose-Lamellen, die ihren Cellulose-Character beibehalten, ausbleiben, auch wo eine Einwanderung von Cytoplasma in die wachsende Membran, nach Analogie, nicht eben unwahrscheinlich, oder doch jedenfalls möglich ist. Das lebende Hyaloplasma in den Membranen sicher nachzuweisen, dazu reichen die jetzigen Mittel, soweit meine Erfahrungen einen Schluss erlauben, nicht aus und auch die von Krasser[1]) angewandte Loew-Bokorny'sche alkalische Silberlösung ist dessen nicht fähig. Dass nämlich die Loew-Bokorny'sche Silber-Reaction in den Membranen auch durch andere Stoffe wie lebendiges Eiweiss hervorgerufen werden kann, das zeigt unzweifelhaft der Umstand, dass Krasser mit Hilfe derselben lebendiges Eiweiss auch in den Wänden fertiger Gefässe glaubte nachweisen zu können. Dass dieses ein Unding ist, hat Klebs bereits hervorgehoben.[2])

1) l. c. p. 37.
2) Bot. Ztg., 1887, Sp. 705.

Schlussbetrachtungen.

Auf Grund der in dieser Arbeit niedergelegten Erfahrungen, will ich es nunmehr versuchen, ein zusammenfassendes Bild von der Entstehung und von dem Wachsthum vegetabilischer Membranen zu entwerfen. Dieses Bild lässt sich freilich nur in den allergröbsten Zügen zeichnen und dürfte noch manche Erweiterung und Berichtigung erfahren.

Die bei der Zelltheilung auftretenden Membranen gehen, soweit die Beobachtung reicht, durch directe Umwandlung aus den Zellplatten, welche cytoplasmatischer Natur sind, hervor. Ebenso werden neu gebildete Membranen und Membranlamellen durch Umwandlung aus entsprechenden Cytoplasmaschichten erzeugt. Sie entstehen für gewöhnlich an der Peripherie des Plasmakörpers, können aber auch sein Inneres durchsetzen.

So angelegte Membranen und Membranlamellen wachsen entweder nicht mehr, dann wandert auch keine weitere Substanz in dieselben aus dem Zellinnern ein. So ist es besonders beim Dickenwachsthum geschichteter Zellhäute, die ihren Cellulosecharakter beibehalten.

Oder es wachsen die Membranen oder Membranlamellen nach ihrer Anlage und dieses erfolgt durch Einwanderung von Substanzen aus dem Zellinnern.

Diese in die Membran einwandernde Substanz dürfte für gewöhnlich lebendiges Zellplasma, und zwar Hyaloplasma sein, und dieses sich erst innerhalb der Membran in Membranstoffe verwandeln. In gewissen Fällen ist ein Wachsthum der Membran durch unmittelbare Einwanderung ihr gleichwerthiger Membranstoffe nicht ausgeschlossen, aber auch noch nicht erwiesen.

Die Einwanderung von lebendigem Hyaloplasma findet vor Allem dort überall statt, wo neue specifische Structuren in den wachsenden Membranen angelegt werden. Sie ist anzunehmen bei cutinisirenden und verkorkenden Membranen und zwar dürfte sie im ersten Falle meist ergiebiger als im zweiten sein. Weniger sicher, wenn auch nicht unwahrscheinlich, ist ein Eindringen von Hyaloplasma in die Zellwand bei der Verholzung. Für die Annahme einer Einwanderung von Hyaloplasma in wachsende Cellulosehäute, die ihren Cellulose-Charakter behalten, lassen sich höchstens Wahrscheinlichkeitsgründe anführen. Möglich bleibt es immerhin, dass in letzterm Falle Cellulose es selbst sei, die vom Cytoplasma in gelöster Form ausgeschieden, Aufnahme in die Membran findet.

Die gewohnte Schichtung der Membranen von Gewebezellen ist auf Apposition, d. h. auf Anlagerung von Membranlamellen, die succesive aus peripherischen Cytoplasmaschichten erzeugt werden, zurückzuführen.

Das Flächenwachsthum der Membranen beruht nachgewiesenermaassen an gewissen Objecten auf Dehnung respective Durchbrechung der alten und auf der fortgesetzten Anlagerung neuer Membranlamellen. In anderen Fällen, so beispielsweise bei der mit wellenförmiger Verbiegung verbundenen Flächenzunahme der Seitenwände von Epidermiszellen, liegt, aller Wahrscheinlichkeit nach, Substanz-Einwanderung in die Membran vor. Dieses muss auch bei localen Erweiterungen,

Faltenbildungen und dergleichen angenommen werden. Dass die einwandernde Substanz Hyaloplasma sei, lässt sich nicht sicher erweisen, dass es gelöste Cellulose sei, ist nicht direct ausgeschlossen.

Ueberall wo cutinisirende, verkorkende oder verholzende Zellwände ausgebildet werden sollen, erfolgt zunächst die Anlage von Membranen oder Membranlamellen, die aus Cellulose oder einem jedenfalls nahe verwandten Kohlehydrat bestehen. Erst in diese Membranen oder Membranlamellen wandern die Stoffe ein, welche die Cutinisirung, Verkorkung oder Verholzung veranlassen sollen. Nur in den merkwürdigen Perine-Bildungen der Hydropterideen sind uns Fälle bekannt geworden, wo das Cytoplasma in gallertartige, zuvor oder zugleich ausgeschiedene Substanzmassen einwandert, um cutinisirte Häute dort auszubilden. Diese Perinen werden entweder simultan, ihrer ganzen Ausdehnung nach, oder succedan, in bestimmter Richtung fortschreitend, ausgebildet.

Im Anschluss an die Perine-Bildungen trat uns auch der eigenthümliche, einzige Fall entgegen, wo ein Organismus einen anderen, in ihm parasitisch lebenden, mit einer aufgelagerten Haut versieht.

Aus den bisherigen Untersuchungen geht hervor, dass die Schichtenzunahme und somit auch die sich aus ihr ergebende Dickenzunahme der vegetabilischen Zellmembranen, durch Anlagerung erfolgt und dass auch, wenigstens in bestimmten Fällen, während der Flächenzunahme der Zellmembran, derselbe Vorgang, mit Dehnung älterer Membranlamellen verbunden, sich abspielt.

Wo ein wirkliches Wachsthum der Membranen, das heisst eine durch Wachsthum bedingte Volumenzunahme bereits vorhandener Membrantheile vorliegt, findet dieses

durch Einwanderung von Substanzen statt. Soll man nun diesen Vorgang ein Intussusceptionswachsthum nennen? Ich habe gegen diese Bezeichnung nichts einzuwenden, bemerke aber, dass dieser Vorgang sich in denjenigen Fällen, wo ein Eindringen lebendiger Substanz in die Membran angenommen werden muss, wesentlich anders gestalten würde, als man das früher annahm. Wesentlich übereinstimmender mit älteren Anschauungen würde eine Ausscheidung von Cellulose aus dem Zellleibe und Aufnahme derselben in die wachsende Membran sein. Ich habe einen solchen Wachsthumsvorgang für bestimmte Fälle als möglich zugegeben, derselbe bleibt aber noch zu erweisen.

Durch den hier versuchten Nachweis, dass nachträgliche Ausgestaltungen in wachsenden Membranen auf die formbildende Thätigkeit des Protoplasma zurückzuführen seien, ist, wie ich denke, ein weiterer Schritt zu einer einheitlichen Auffassung der Lebenserscheinungen gethan, indem hiermit von Neuem auf das Protoplasma als auf den einzigen Träger der ererbten, formgestaltenden Thätigkeit innerhalb des Organismus hingewiesen wird. Wie weit freilich bestimmte Structuren als specifisch ererbte oder als unmittelbar mechanisch bedingte aufzufassen sind, wird weiter auseinander zu halten und zu bestimmen sein, kommen doch beispielsweise ganz ähnliche Schichtungen und radiale Streifungen, wie sie die Stärkekörner charakterisiren, auch verschiedenen Sphaeriten (Sphaerokrystallen) zu.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1—30. Azolla filiculoides.

Soweit nicht anders angegeben, Alcohol-Material in Choralhydrat und Jodglycerin untersucht.

Fig. 1. Columella aus einem jungen Mikrosporocarpium mit Sporangienanlagen. Am Scheitel der Columella, eine abgestorbene Makrosporangium-Anlage (m a), im Uebrigen Mikrosporangien-Anlagen. Frisch. Vergr. 90.

Fig. 2. Junges Mikrosporangium nach Ausbildung der Hohlräume, die zur Bildung der Massulae dienen sollen. Vergrösserung 240.

Fig. 3. Körner, die sich mit Jodlösung weinroth färben, aus dem Innern einer Massula-Anlage. Vergr. 900.

Fig. 4. Plasmanetz mit Körnern, im Innern einer Massula-Anlage. Vergr. 900.

Fig. 5. Ebensolches Netz auf nächstfolgendem Entwicklungsstadium. Vergr. 900.

Fig. 6. a) Partie aus dem Innern einer Massula-Anlage zur Zeit des Auftretens der Kammerwände. b) Flächenansicht des Hüllplasma aus demselben Sporangium. c) Optischer Querschnitt dieses Hüllplasma. Vergr. 900.

Fig. 7. Partie aus dem Innern einer Massula bis an deren Oberfläche reichend, bald nach Anlage der Kammerwände. Vergr. 900.

Fig. 8. Eine Kammer an einer Massula, bald nach Anlage der Kammerwände mit einem das Lumen umgebenden Häutchen. Alcohol-Material nach Haematoxylin-Färbung in Origanumöl. Vergr. 900.

Fig. 9. Partie aus dem Innern einer Massula bis zur Peripherie reichend. Vergr. 900.

Fig. 10. Sporangium mit den Massulae bald nach Anlage der Kammerwände in denselben. Vergr. 240.

Fig. 11 a, b u. c. Anlage der Glochiden. Vergr. 900.

Fig. 12. Eine fertige Glochide. Frisch. Vergr. 540.

Fig. 13 a u. b. Die obereren Theile fertiger Glochiden. Frisch. Vergr. 900.

Fig. 14 a u. b. Obere Theile fertiger Glochiden nach Schwefelsäurebehandlung. Vergr. 900.

Fig. 15. Eine reife Massula mit Glochiden aus dem Sporangium befreit. Frisch. Vergr. 240.

Fig. 16. Junge Makrosporocarpium-Anlage noch vor ihrem Abschluss am Scheitel, mit einwandernden Anabaena-Schnüren. Vergr. 240.

Fig. 17. Nächst ältere Makrosporocarpium-Anlagen. Vergrösserung 150.

Tafel II.

Fig. 18 bis 21. Aufeinander folgende Stadien der Entwicklung des Makrosporocarpiums, die Ausbildung des Gehäuses des Makrosporocarpiums, der Makrospore und der Perine an derselben zeigend. Vergr. 150.

Fig. 22. Randpartie von der Rückenfläche der Makrospore mit Exine, dem anschliessenden Hüllplasma und der Sporangiumwandung. Vergr. 900.

Fig. 23. Flächenansicht des Hüllplasma von der Rückenfläche einer etwas älteren Makrospore, zur Zeit der Ausbildung von Hohlräumen. Vergr. 900.

Fig. 24. Flächenansicht des Hüllplasma von einer etwas älteren Anlage, mit zahlreichen, in den Chromatophoren erzeugten Körnern. Vergr. 900.

Fig. 25. a) Flächenansicht der Perine auf nächst folgenden Stadien. Zwischen den Warzen noch die nämlichen Körner wie in der vorhergehenden Figur. b) Exine, Perine und Reste des Hüllplasma demselben Objecte entnommen, im Querschnitt. c) Eine einzelne, besonders stark entwickelte Partie vom Grunde derselben Spore, im Querschnitt. Vergr. 900.

Fig. 26. Partie aus der Haut, von der Rückenfläche einer reifen Makrospore, im Querschnitt. Frisch. Vergr. 520.

Fig. 27. Partie aus der Basis des Schwimmkörpers einer fast reifen Makrospore, im Längsschnitt. Vergr. 900.

Fig. 28. Fadengewirr von dem Scheitel des Schwimmkörpers einer reifen Makrospore. Vergr. 900.

Fig. 29. Längsschnitt durch ein reifes Makrosporocarpium und die Makrospore. Frisch. Vergr. 100.

Fig. 30. Längsschnitt durch eine ebensolche, aus dem Makrosporocarpium befreite Makrospore. Die Schwimmkörper losgelöst, die Fäden umgeschlagen. Frisch. Vergr. 100.

Fig. 31—38. Salvinia natans.

Alcohol-Material in Chloralhydrat und Jodglycerin.
Vergr. 900.

Fig. 31. Partie aus dem Inhalte eines jungen Mikrosporangiums zur Zeit der Ausbildung der Hohlräume.

Fig. 32 bis 37. Die aufeinander folgenden Stadien der Sonderung des Plasmodiums, der Ausbildung des Kammerwerkes, sowie des schliesslichen Aufbrauchs der zellenartigen Plasmodium-Theile und ihrer Zellkerne zeigend.

Fig. 38. Partie von der Oberfläche einer Makrospore, die Exine, die in Bildung begriffene Perine, und das dieser anliegende Hüllplasma zeigend.

Tafel III.

Fig. 1—9. Senecio vulgaris.

Vergr. 1000.

Die sämmtlichen Pollenkörner in derselben Lage, mit aufrecht stehender Axe, im optischen Durchschnitt gezeichnet.

Fig. 1. Junge Pollenzellen gleich nach Anlage der eigenen Haut. Die innerste Schicht der Specialmutterzellwände noch als ganz schwacher Umriss angedeutet. Alcohol-Material in Glycerin untersucht.

Fig. 2 bis 5. Aufeinanderfolgende Zustände der Pollenhaut-Entwicklung, an frischem, in concentrirter Salpetersäure untersuchtem Material. In Fig. 2 und 3 die Exine von der Intine unter der Einwirkung der Säure deutlich abgehoben.

Fig. 6. Ein nicht ganz reifes Pollenkorn in concentrirter Schwefelsäure. An den Austrittsstellen die Pollenhaut verquollen.

Fig. 7. Halb reifes Pollenkorn. Alcohol-Material in Chloralhydrat. In Folge ungleicher Quellung die Exine von der Intine stark abgehoben.

Fig. 8. Ein nicht ganz reifes Pollenkorn. Alcohol-Material in Chloralhydrat, in Folge ungleicher Quellung die Exine

von der Intine abgehoben. Die Pollenhaut an den Austrittstellen bis auf eine dünne Innenschicht verquollen. An der unteren Falte das Bild oberhalb der Austrittsstelle entworfen.

Fig. 9. Theil eines annähernd reifen Kornes, Alcohol-Material in concentrirter Schwefelsäure. An der Austrittsstelle von der Pollenhaut nur eine dünne Innenschicht erhalten.

Fig. 10—15. Passiflora coerulea.

Die Fig. 13, 540 Mal, die übrigen 1000 Mal vergr.

Fig. 10. Theil eines jungen Pollenkorns bald nach der Befreiung aus der Specialmutterzelle mit beginnender Leistenbildung, in concentrirter Salpetersäure.

Fig. 11. Theil eines älteren Pollenkorns aus einer 18 mm hohen Blüthenknospe, mit weiter fortgeschrittener Ausbildung der Exine, in concentrirter Salpetersäure.

Fig. 12. Ein junges Pollenkorn im Beginn der Intine-Bildung. Alcohol-Material in Glycerin.

Fig. 13. Ein annähernd reifes Pollenkorn nach Weglösung der Exine durch Eau de Javelle. Die Austrittsbänder durch stärkere Lichtbrechung markirt.

Fig. 14. Theil der reifen Pollenhaut im optischen Durchschnitt, in Chloralhydratlösung.

Fig. 15. Theil der reifen Pollenhaut, einem Querschnitt entnommen, nach Jod- und Schwefelsäure-Behandlung.

Fig. 16. und 17. Weigelia amabilis.

Vergr. 1000.

Alcohol-Material in verdünntem, schwach mit Congoroth versetztem Glycerin untersucht.

Fig. 16. Tetrade nach Anlage der eigenen Häute um die jungen Pollenkörner.

Fig. 17. Ein junges Pollenkorn nach Beginn der Stachel bildung an seiner Oberfläche.

Fig. 18—20. Riccia glauca.

Vergr. 1000 Mal.

Alcohol-Material in verdünntem, schwach mit Congoroth versetzter Glycerin.

Fig. 18. Optischer Durchschnitt des Sporen-Saumes nach Anlage der Innenschicht der Exine. ie die Innenschicht der Exine, ae die Aussenschicht nach aussen mit eine dichteren Haut abgegrenzt, nach innen zu gallertartig Innerhalb der äusseren Haut der Aussenschicht die gequollene Papille.

Fig. 19a. Junge Spore mit angrenzenden Theilen der zerdrückten Specialmutterzellwände. Rückenfläche im Querschnitt. ae Aussenschicht, ie Innenschicht der Exine i Intine.

Fig. 19b. Rückenfläche derselben Spore in Aufsicht.

Fig. 20. Partie der reifen Sporenhaut von der Rückenfläche im Querschnitt. Bezeichnung wie in Fig. 19.

Fig. 21—30. Sphaerocarpus terrestris.

Vergr. 1000 Mal.

Alcohol-Material zum Theil in verdünntem mit Congoroth versetzten Glycerin, zum Theil in Choralhydrat-Jodglycerin, zum Theil in Wasse untersucht.

Fig. 21. Theil einer Sporenmutterzelle nach Verdickung der Wände, vor Anlage der tetradeneigenen Haut und vor der Theilung. In Wasser. Optischer Durchschnitt.

Fig. 22. Theil einer Sporenmutterzelle gleich nach Anlage der Aussenschicht der Exine. Vor der Theilung. In verdünntem Glycerin zerdrückt. Optischer Durchschnitt

Fig. 23. Etwas älterer Entwicklungszustand, noch vor der Theilung. In Wasser.

Fig. 24. Annähernd derselbe Entwicklungszustand. In verdünntem *Glycerin* zerdrückt.

Fig. 25. Gleich nach der Theilung. In Wasser.

Fig. 26. Anlage der Innenschicht der Exine. In Choralhydrat-Jodglycerin.

Fig. 27. Nächst folgender Entwicklungszustand, zerdrückt in Wasser. Innenschicht und Aussenschicht der Exine von einander getrennt.

Fig. 28. Noch älterer Entwicklungszustand unter den nämlichen Bedingungen wie in vorhergender Figur.

Fig. 29. Faserige lamellöse Differenzirung der Innenschicht und Fertigstellung der Aussenschicht der Exine zeigend. In Chloralhydrat-Jodglycerin.

Fig. 30. Partie der Wand einer völlig reifen Spore an der Ansatzstelle einer Scheidewand. ae Aussenschicht der Exine. ai Innenschicht der Exine. i Intine. In Glycerin.

Fig. 31—37. Cobaea scandens.

Vergr. 1000.

Alcohol-Material.

Fig. 31. Theil einer Spezialmutterzelle mit Pollenkorn, gleich nach erfolgter Bildung der eigenen Haut. In Glycerin.

Fig. 32. Etwas älteres Stadium, erster Anfang der Leistenbildung an der Pollenhaut. In Glycerin.

Fig. 33a. Theil eines Pollenkorns, nachdem in den Leisten die Stäbchen aufgetreten sind. 33b. Diese Leisten von oben bei Einstellung auf die Stäbchen, in dem einen Felde eine Austrittstelle. In Glycerin.

Fig. 34. Ein etwas älteres Stadium als Fig. 33, in Chlorzinkjodlösung. Die Haut ein wenig gequollen. Die anhaftenden körnigen Periplasmamassen, die in Fig. 33 weggelassen wurden, sind hier dargestellt.

Fig. 35. Aelteres Stadium. Die Leisten zeigen bereits be-

deutende Höhe und die Innenschicht der Exine hat eine wesentlich grössere Dicke erlangt. Die anhaftenden Periplasmaschichten sind nicht gezeichnet. In Glycerin.

Fig. 36. Theil an der Peripherie eines reifen Pollenkorns im Querschnitt. In Jodglycerin.

Fig. 37. Oberflächenansicht eines reifen Pollenkorns bei Einstellung auf die Stäbchen und dann auf die Oberfläche der Felder. In Jodglycerin.

Tafel IV.

Fig. 38—42. Lycopodium Chamaecyparissus.

Fig. 38, 540 Mal, die übrigen Figuren 1000 Mal vergr.

Alcohol-Material.

Fig. 38. Junge Tetrade in Wasser quellend, aus den gesprengten äusseren Schichten der Sporenmutterzelle hervorgetreten.

Fig. 39. Tetrade des nämlichen Entwicklungszutandes, in concentrirtem Glycerin.

Fig. 40. Tetrade während der Ausbildung der Exine, in concentrirtem Glycerin.

Fig. 41. Spore an einer etwas älteren Tetrade durch Quellen der Hüllen in Wasser isolirt.

Fig. 42. Medianer Querschnitt aus einer reifen Spore, in Chlorzinkjodlösung.

Fig. 43—48. Equisetum palustre.

Vergr. 1000.

Alcohol-Material.

Fig. 43. Drei junge Sporen aus einer Tetrade, von dem zwischen dieselben eingedrungenen Periplasma vollständig umgeben. In Glycerin.

Fig. 44. Beginn der Bildung einer Gallerthülle aus dem Periplasma. In Glycerin.

Fig. 45. Eine junge Spore in der Gallerthülle gleich nach Beginn der Bildung einer sporeneigenen Haut, der Exine. In Glycerin.

Fig. 46. Theil einer jungen Spore und Gallerthülle, in deren Peripherie Stärkekörnchen eingelagert sind. In Glycerin.

Fig. 47. Theil einer jungen Spore, von deren Exine die Aussenschicht sich abzuheben beginnt. Um die Gallertblase hat die Bildung der Elateren begonnen, und eine Trennung derselben vollzieht sich bereits in Folge der Quellung in Chlorzinkjodlösung.

Fig. 48. Aeltere Sporen-Anlage in Chlorzinkjodlösung. Die Aussenschicht der Exine stark abgehoben, die Bildung der Elateren wesentlich fortgeschritten.

Fig. 49. Campanula rapunculoides.

Vergr. 1000.

Frisch in Wasser untersucht.

Fig. 49. Theil einer Tetrade mit einem herausgetretenen, bereits mit eigener Haut umgebenen Pollenkorn.

Fig. 50. Lamium purpureum.

Vergr. 1000.

Frisch in Wasser untersucht.

Fig. 50. Tetrade mit geplatzten Zellen, aus welchen die jungen Pollenkörner entweder vollständig hervortraten (so aus den beiden unteren Specialmutterzellen), oder aus welchen nur der plasmatische Inhalt hervorquoll, die polleneigenen zusammenschrumpfenden Membranen zurücklassend (so in den beiden oberen Specialmutterzellen).

Fig. 51. Ceratozamia longifolia.

Vergr. 1000.

Fig. 51. Tetrade nach Beginn der Bildung der polleneigenen Häute Diese Tetrade, aus Alcohol-Material stammend, war zunächst mit 1 % Essigsäure-Methylgrün behandelt worden und hierauf durch Zusatz verdünnter Schwefelsäure zur stärkeren Quellung gebracht.

Fig. 52. Pinus Laricio.

Vergr. 1000.

Fig. 52. Junges Pollenkorn nach Beginn der Flügelbildung, aus Alcohol-Material in Glycerin-Gelatine.

Fig. 53—62. Oenothera biennis.

Vergr. 1000.

Fig. 53. Theil einer Tetrade, zuerst in Wasser untersucht, hierauf mit verdünntem, durch Congoroth schwach gefärbten Glycerin behandelt und alsdann erst gezeichnet.

Fig. 52. Ein junges Pollenkorn bald nach seiner Befreiung aus der Tetrade unter denselben Bedingungen, wie die Tetrade der vorausgegangenen Figur untersucht und gezeichnet.

Fig. 55 bis 57. Theile eines Pollenkorns mit Austrittspapille, in aufeinander folgenden Entwicklungsstadien, welche die Bildung des Zwischenkörpers und die Verdickung der Exine zeigen. In Fig. 56 u. 57 sind die Austrittspapillen geplatzt und haben die quellende Substanz des Zwischenkörpers entleert.

Fig. 58. Theil eines Pollenkorns mit Austrittspapille, das Wachsthum der Exine zeigend. Nach Behandlung mit Salpetersäure und Ammoniak.

Fig. 59. Anlage der Intine. Nach Behandlung mit Chlorzinkjodlösung.

Fig. 60. Vordringen des Plasmakörpers in die Austrittspapille. Nach Chlorzinkjodbehandlung.

Fig. 61. Der Zwischenkörper durch den vorgedrungenen Plasmakörper verdrängt. Nach Chlorzinkjodbehandlung.

Fig. 62. Theil der Wandung an der Papille, einem Querschnitt durch das Pollenkorn entnommen. Nach Chlorzinkjodbehandlung. ae Aussenschicht, — ie Innenschicht der Exine.

Fig. 63—69. Volvox Globator.

Vergr. 1000.

Die Bilder zum Theil nach frischem, zum Theil nach mit Alcohol fixirtem Material.

Fig. 63. Theil einer jungen Eispore, noch mit glatter Haut.

Fig. 64. Beginnende Ausbuchtung der Haut.

Fig. 65 bis 67. Fortschreitende Ausbuchtung der Haut.

Fig. 68. Fertiger Zustand nach Ausfüllung der Stacheln und Bildung der Intine.

Fig. 69. Eine zerdrückte Spore, die Intine getrennt von der Exine zeigend.

Fig. 70—72. Erica Tetralix.

Vergr. 1000.

In Wasser untersucht.

Fig. 70. Junge Tetrade gleich nach der Theilung, noch vor Beginn der Pollenhaut-Bildung.

Fig. 71. Nach vollzogener Pollenhaut-Bildung. Die äusseren Specialmutterzellwände werden aufgelöst.

Fig. 72. Theil einer reifen Tetrade, den Austrittsspalt zeigend, der über die Scheidewand läuft.

Fig. 73. Geranium striatum.

Vergr. 540.

Fig. 73. Austrittspapille eines jungen Pollenkorns auf demjenigem Entwicklungsstadium, in welchem die Einwan-

derung von Körnchen in die Substanz der Papille erfolgt. Wasser-Präparat nach Jod-Behandlung, in optischem Durchschnitt.

Fig. 74. Cucurbita verrucosa.
Vergr. 1000.

Fig. 74. Theil eines jungen Pollenkorns noch innerhalb der Tetrade, im Augenblick der Hautbildung. Die Haut hat sich in Falten abgehoben, und ist noch deutlich aus Körnchen aufgebaut. Alcohol-Präparat in Glycerin.

Druck von Theodor Hofmann in Gera.